

Pc 3835
Juin 1989
Trimestriel

fascicule 2

BULLETIN D'ÉCOLOGIE



Tome 20

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Bureau pour l'année 1988 :

Président : P. OZENDA, Botanique et Biologie végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402, Saint-Martin-d'Hères Cédex.

Vice-Présidents : F. RAMADE, Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay Cédex.

G. BELLAN, Station Marine d'Endoume, CNRS, rue Batterie des Lions, Marseille.

Présidents honoraires : G. LEMÉE, P. GRISON, J.A. RIOUX, Cl. DELAMARE-DEBOUTEVILLE, P. PESSON, G. RICOÛ, M. LAMOTTE.

Secrétaire Général : P. BLANDIN, Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

Secrétaire Générale adjoint : Mme C. JEANSON, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Trésorier : F. de BEAUFORT, Secrétariat Faune-Flora, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cédex 05.

Trésorier adjoint : H. MAURIN, même adresse.

Bulletin d'Écologie :

Directeur de la Publication : Secrétaire Général

Fabrication du Bulletin : R. DAJOZ, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Conseil pour l'année 1988 :

BARBAULT, R., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

de BEAUFORT, F. (adresse ci-dessus).

BELLAN, G. (adresse ci-dessus).

BLANDIN, P. (adresse ci-dessus).

BOURNAUD, M., Département de Biologie Animale et Écologie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cédex.

CANCELA DA FONSECA, J., Laboratoire de Biologie végétale et d'Écologie forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

CARBIENER, R., Botanique et Cryptogamie, UER des Sciences Pharmaceutiques, Université Louis Pasteur, B.P. 10, 67048 Strasbourg Cédex.

CORRE, J.J., Laboratoire de Systématique et de Géobotanique méditerranéennes, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cédex.

DELPECH, R., 1, rue Henriette, 92140 Clamart.

ELKAIM, B., Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.

EUZET, L., Laboratoire de Parasitologie Comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cédex.

GIRARD, C., Botanique - Écologie Végétale, Institut National Agronomique, 78850 Thiverval-Grignon.

GRENOT, C., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

JEANSON, C., (adresse ci-dessus).

LAGUATERIE, P., Délégation Régionale à l'Architecture et à l'Environnement de Haute-Normandie, Immeuble Blaise Pascal, 22 place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen.

LEVIEUX, J., Station de Zoologie Forestière de l'INRA, Ardon, 45160 Olivet.

MAURIN, H., (adresse ci-dessus).

MULLER, S., Botanique et Écologie Végétale, Institut National Agronomique, 16, rue Claude Bernard, 75230 Paris Cédex 05.

OZENDA, P. (adresse ci-dessus).

PAUTOU, G., Botanique et Biologie végétale, Université de Grenoble B.P. 68, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cédex.

PERTHUISOT, J.P., Laboratoire de Biogéologie et de Biostratigraphie, Institut des Sciences de la Nature, Université de Nantes, 2, rue de la Houssinière, 44072 Nantes.

RAMADE, F. (adresse ci-dessus).

RAPP, M., CEPE Louis Emberger, route de Menée, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cédex.

TESTARD, P., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

TOUFFET, J., Laboratoire d'Écologie Végétale, Complexe Scientifique de Beaulieu, 35042 Rennes Cédex.

TREHEN, P., Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

Juin 1989
Trimestriel

23835
fascicule 2

BULLETIN D'ÉCOLOGIE



SOCIÉTÉ d'ÉCOLOGIE

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL

C/O Secrétariat «Faune Flore»

57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05

Tél. 336.54.32

Tome 20

Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 00041552 0

SOMMAIRE

Ph. DUCHAUFOR. — Pédologie et groupes écologiques. II. Rôle des facteurs physiques et nutrition en eau	99
J.C. WASSON. — Éléments pour une typologie fonctionnelle des eaux courantes. 1. Revue critique des quelques approches existantes	109
C. AMIARD-TRIQUET. — Bioaccumulation et nocivité relatives de quelques polluants métalliques à l'égard des espèces marines	129
F. GOUDEY-PERRIERE, P. BROUSSE-GAURY, V. JAHIER, C. PERRIERE, J. FOURNIAT, M.F. ROQUEBERT. — Les populations de champignons microscopiques du chorion des oeufs de <i>Labidura riparia</i> Pallas (Dermaptera, Labiduridae) au cours de la période de soins	153
L. BIGOT, M. KABAKIBI. — Évolution spatio-temporelle de la composition et de la structure de la communauté frondicole des Arthropodes du chêne vert dans le massif des Maures (Var)	163
Résumés de thèses	173
Analyses d'ouvrages	179
Vie de la Société	185

SOMMAIRE

Ph. DUCHAUFOR. — Soil science and ecological groups : influence of the physical properties, aeration and water absorption	99
J.C. WASSON. — Main typological approaches for flowing waters. A critical review	109
C. AMIARD-TRIQUET. — Relative harmfulness of some metallic pollutants with regard to the marine environment	129
F. GOUDEY-PERRIERE, P. BROUSSE-GAURY, V. JAHIER, C. PERRIERE, J. FOURNIAT, M.F. ROQUEBERT. — The population of microscopic fungi on egg chorion in <i>Labidura riparia</i> Pallas (Dermaptera, Labiduridae) during the brood care period	153
L. BIGOT, M. KABAKIBI. — Spatio-temporal evolution of the composition and structure of canopy populations on green oak in the Maures Mountains (Var, France)	163
Summary of thesis	173
Book reviews	179
Activities of the society	185

PÉDOLOGIE ET GROUPES ÉCOLOGIQUES

II — RÔLE DES FACTEURS PHYSIQUES : AÉRATION ET NUTRITION EN EAU*

par Philippe DUCHAUFOR

Directeur honoraire du Centre de pédologie biologique. B.P. 5 — 54501 — VANDOEUVRE-LES-NANCY Cedex

MOTS-CLÉS : Porosité - Eau utile - Nappe permanente - Nappe perchée - Ascension capillaire - Espèces hygrophiles - Mésophiles - Xérophiles.

KEY-WORDS : Porosity - Root respiration - Hygrophilous species - Mesophilous species - Xerophilous species - Permanent water table - Perched water table - Available water - Capillary raising.

RÉSUMÉ (Article de synthèse)

La distribution des groupes écologiques forestiers dépend d'une large mesure des propriétés physiques du sol qui offrent deux aspects, souvent confondus, l'aération qui permet la respiration des racines, la teneur en eau utile disponible pour l'alimentation en eau. Les groupes écologiques sont classés, selon leur résistance au manque d'oxygène, et leurs exigences en eau : espèces hygrophiles, mésohygrophiles, mésophiles, xérophiles. Une synthèse d'ensemble concernant un précédent article et celui-ci est présentée sous forme de tableau montrant le rôle des deux variables : 1) pH et types d'humus ; 2) propriétés physiques du sol.

SUMMARY (Subject review article)

Soil science and ecological groups: influence of the physical properties, aeration and water absorption.

The distribution of ecological groups depends to a large extent on the physical properties of the soils: these can be divided into two types which are often confused: 1) aeration which permits root respiration; 2) storage of available water for absorption by the roots. Ecological groups are classified according to the resistance to the lack of oxygen and to the demand of available water: hygrophilous, mesohygrophilous, mesophilous, xerophilous plants. In order to summarize a previous paper and this one, a synopsis shows the distribution of forest communities according to 2 variables: 1) pH and types of humus; 2) physical properties.

I — INTRODUCTION

Les relations existant entre le pH et les types d'humus d'une part, les groupes écologiques forestiers d'autre part, ont été étudiées dans un précédent article : on s'était alors placé dans des conditions d'aération et d'alimentation en eau voisines de l'optimum ; seules étaient en cause l'influence de l'acidité sous ses deux formes (ions H^+ et Al^{3+}) et les nutriments en N, P, oligoéléments etc.. Il convient maintenant d'aborder l'étude des facteurs physiques du sol dont l'importance n'est pas moindre : ils jouent un rôle essentiel dans trois domaines : 1) la température ; 2) l'aération et la respiration des racines ; 3) l'alimentation en eau. Malgré l'importance du facteur température nous n'aborderons pas ce sujet, en raison de l'insuffisance de données et de chiffres précis à cet égard : rappelons seulement qu'il existe des sols « froids » (par exemple les sols tourbeux où se réfugient les espèces boréales) et des sols « chauds » (en partie liés aux matériaux calcaires et à l'exposition, favorisant les espèces « thermophiles », chêne pubescent, hêtre etc.). Nous nous limiterons, dans cet article, à l'étude des problèmes de respiration des racines et d'ali-

mentation en eau : s'ils dépendent en grande partie des propriétés du sol qui seront seules abordées ici, ils sont aussi liés étroitement aux facteurs climatiques (climat général et local, exposition etc.) qui doivent toujours être pris en considération par l'écologiste ; dans un but de simplification, nous nous situerons dans un cadre géographique limité, à relief peu accusé (plaines et collines du Bassin Parisien). Par ailleurs, nous nous efforcerons de faire la part des deux aspects de la physiologie de la plante qui sont liés aux propriétés physiques du sol : la respiration des racines, qui dépend de l'aération, et la nutrition en eau. Il est essentiel de distinguer soigneusement ces deux notions qui sont souvent confondues par les phytosociologues et les écologistes. Enfin, les objets mêmes concernés par les deux articles seront différents : alors que la prise en considération du type d'humus suffisait à définir les conditions de nutrition minérale, azotée et phosphorée des espèces forestières, la respiration des racines et l'alimentation en eau mettent en jeu l'ensemble du profil.

*Reçu le 7 juillet 1988, accepté le 15 septembre 1988

II — RAPPEL DE DONNÉES GÉNÉRALES CONCERNANT LA PHYSIQUE DU SOL

En dehors de la **profondeur** prospectée par les racines, les propriétés physiques du sol sont en relation étroite avec deux facteurs fondamentaux : la **granulométrie**, c'est-à-dire la taille moyenne des particules et leur proportion (sable, limon, argile) ; la **structure**, c'est-à-dire le mode d'organisation des particules : schématiquement on distingue les structures particulières meubles (sables), massives (granulométrie fine) construites (en grumeaux plus ou moins gros), fragmentaires (par fissuration d'une masse cohérente).

Granulométrie et structure sont en relation avec la **porosité** d'un profil, c'est-à-dire le volume des vides (ou pores) exprimé en % du volume total : les pores sont classés de manière approximative, par leur diamètre, en pores grossiers, moyens, fins et très fins ; les pores grossiers et moyens, au sein desquels les eaux de pluie s'écoulent plus ou moins vite (eau dite « de gravité »), conditionnent la perméabilité et dans la mesure où ils sont normalement occupés par de l'air, l'aération : leur volume, mesuré en milieu humide, mais après ressuyage, permet de définir la **capacité en air**. Les pores fins et très fins retiennent l'eau de pluie par capillarité (eau « retenue », en eau capillaire « suspendue ») ; seule l'eau qui occupe les pores fins est absorbable par les racines, celle qui occupe les pores très fins étant retenue trop énergiquement par le sol pour être absorbable : il s'agit de l'eau « liée » ou « morte ». La quantité maximale d'eau absorbable, qui s'épuise progressivement en période sèche, mais qui est renouvelée par les pluies, est appelée **réserve d'eau utile** dans le sol.

On saisit l'importance qu'il y a à distinguer les trois types de porosité, qui sont étroitement liés aux différents états de l'eau dans le sol : ceux-ci résultent de l'interaction de deux forces antagonistes, force de gravité d'une part, force de succion d'autre part ; la mesure sur le terrain des états de l'eau est certes possible, mais elle est longue et délicate, on la remplace le plus souvent par une mesure effectuée au laboratoire utilisant la force de succion, qui augmente à mesure que la quantité d'eau présente dans le sol diminue ; cette force est exprimée en atmosphères, ou en centimètres d'eau : on utilise en général le pF (potentiel matriciel) qui est le logarithme de la force de succion exprimée en cm d'eau (ex : $pF2$, 100 cm , donc 1/10e atm ; $pF3$, 1000 cm , soit 1 atm. etc.).

Ceci permet de définir trois valeurs fondamentales, concernant l'eau du sol et sa porosité (exprimées en volume).

— la **capacité en air** : différence, porosité totale moins porosité à $pF2$.

— **réserve d'eau utile** : différence, porosité à $pF2$ moins porosité des pores très fins (point de flétrissement).

— **point de flétrissement** : volume d'eau liée, retenue par le sol à 16 atmosphères ($pF4,2$).

Il convient de souligner que, dans la pratique, afin de faciliter la comparaison avec les données climatiques (par exemple pluviométrie), on exprime l'eau utile par l'épaisseur de la tranche d'eau correspondante en millimètres.

Dans le but d'illustrer ces définitions par un exemple concret, trois « diagrammes de porosité » concernant trois profils de la forêt de Marly sont reproduits dans la figure 1 (BELGRAND, 1978 ; DUCHAUFOR, 1988).

□ **Le profil I** est un sol podzolique sur matériau sableux ; la structure est particulièrement meuble ; la porosité est ici liée à la granulométrie et constituée surtout de pores grossiers : la capacité en air est élevée, la réserve d'eau utile est par contre très faible (moins de 100 mm pour un mètre de sol).

□ **Le profil II**, sol brun lessivé sur limons loessiques, offre à la partie supérieure du profil (75 cm environ) d'excellentes propriétés physiques : la capacité en air et le volume d'eau utile s'équilibrent. A la base du profil la capacité en air tend à s'annuller (horizon Btg à taches rouilles). Au total ce sol est bien pourvu en réserves d'eau (250 mm sur 1 m).

□ **Le profil III**, sol brun calcaire très argileux (50 % d'argile) se caractérise par l'opposition qui existe entre le sommet et la base du profil : au sommet, grâce à la forte teneur en humus et à la présence de lombrics, la structure construite en grumeaux confère au sol une très bonne aération ; à la base la structure massive et cohérente provoque la disparition de la capacité en air : mais, en période sèche, des fentes de retrait apparaissent, qui aèrent le sol de manière excessive, et provoquent l'évaporation rapide de l'eau utile ; en outre l'eau liée est importante en raison de la forte teneur en argile. Au total la réserve d'eau utile sur 1 m n'est que moyenne : 150 mm environ.

Le problème des **nappes d'eau libre**, reposant sur un niveau imperméable, et occupant la totalité des pores du sol, aussi bien grossiers que moyens ou fins, ne sera qu'évoqué dans ce paragraphe : l'existence de nappes est susceptible de modifier entièrement le comportement d'un sol, aussi bien à l'égard de l'air que de l'eau : les nappes temporaires, dites « perchées », d'origine pluviale, présentes en hiver, mais absentes en saison sèche et chaude, s'opposent aux nappes permanentes profondes, alimentées souterrainement, qui subissent des oscillations saisonnières d'importance variable.

Rôles des types d'humus : pour les sols « bien drainés » les types d'humus sont ceux qui ont été décrits dans l'article précédent : mull, moder, mor.

En ce qui concerne les sols influencés par l'eau, ceux qui se développent en milieu constamment asphyxiant sont particuliers : il s'agit des **tourbes** (couche organique épaisse et peu humifiée) et des **anmoors**, (bien humifiés et incorporés au sol minéral, lorsque la nappe s'abaisse à certaines saisons).

Mais il existe beaucoup d'humus de transition, qui rappellent les trois types classiques, avec certaines différences : ils sont plus épais, plus foncés, plus humifères ; on les désigne à l'aide du préfixe « hydrom » : **hydromull**, à structure grumeleuse, **hydromoder** et **hydromor**, au contraire, mal structurés. Mais il convient de souligner l'ambiguïté de ces désignations sur le plan écologique : certains de ces humus sont liés à la présence d'une nappe permanente qui, n'atteignant pas la surface, humecte les horizons organiques, sans nuire à leur aération. D'autres au contraire, doivent leurs caractères à un manque d'oxygène, lorsqu'une nappe perchée, atteignant saisonnièrement la surface du sol, ralentit leur activité biologique. Malgré les analogies morphologiques, le comportement vis-à-vis des plantes de ces deux formes d'humus, résultant d'une évolution différente, s'oppose entièrement.

III — PHYSIQUE DU SOL ET RESPIRATION DES RACINES

La question de la respiration des racines et de son rôle dans la physiologie de la nutrition est trop souvent négligée par les phytosociologues et les écologistes de terrain : son importance capitale a cependant été soulignée par de nombreux chercheurs ; l'insuffisance d'oxygène accessible aux racines est suivie de nombreux effets nocifs : le développement des racines absorbantes est inhibé (GEISLER 1973) ; l'absorption de tous les nutriments est freinée (MARSCHNER 1973, MERIAUX 1987), en particulier celle de l'azote minéral

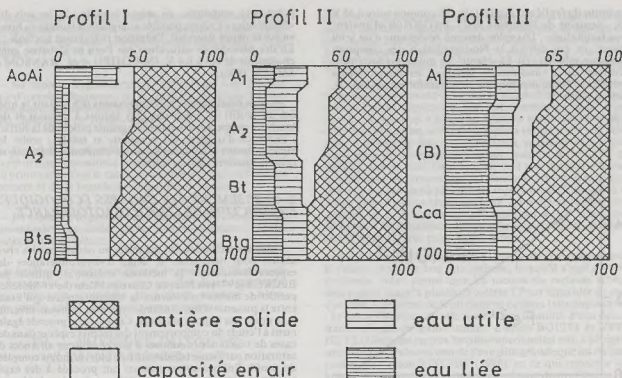


FIG. 1. — Diagrammes de porosité de trois sols de la forêt de Marly (Yvelines, France).
Diagrams of porosity for three different soils in the forest of Marly (Yvelines, France).

(BELFORD *et al.* 1984, BELGRAND et LEVY 1985) : l'absorption d'eau elle-même est compromise (sécheresse physiologique).

Enfin, si le milieu s'acidifie, il se produit une réduction et une solubilisation partielles des oxydes de fer et de manganèse sous la forme d'ions Fe^{2+} et Mn^{2+} qui exercent une action toxique à l'égard de certaines espèces (GEISLER 1973, SANDERSON et ARMSTRONG 1980) ; cette action toxique renforce celle de l'ion Al^{3+} , qui caractérise les milieux acides, mêmes bien aérés.

Mais le comportement des espèces forestières vis-à-vis de la fourniture d'oxygène par le sol, varie dans une large mesure : BECKER (1971), emploie, à ce propos, le terme d'*hygrotolérance* plus ou moins marquée, le manque d'oxygène étant, le plus souvent provoqué par une saturation complète des pores par l'eau ; cette expression sera adoptée ici, bien qu'elle prête à confusion, car les nappes d'eau qui circulent (nappes alluviales) véhiculent suffisamment d'oxygène pour ne pas provoquer d'asphyxie, même pour les plantes exigeantes à ce point de vue ; il convient de rappeler, en effet que, si l'oxygène dissous peut dans une large mesure remplacer l'oxygène gazeux pour la respiration racinaire, sa disponibilité est limitée par sa très faible diffusion dans l'eau (MERIAUX, 1987) ; ce sont donc les nappes stagnantes au sein desquelles l'oxygène dissous ne peut se renouveler, et qui, en outre, s'échauffent en été (ce qui provoque une baisse de la solubilité de l'oxygène), qui s'avèrent de beaucoup les plus asphyxiantes ; ceci notamment en saison chaude qui correspond aux besoins en oxygène de beaucoup les plus importants.

1. DISPONIBILITÉ DE L'OXYGÈNE DANS LE SOL

En dehors des simples observations de terrain et de l'étude morphologique des profils (notamment décoloration partielle ou complète des horizons, présence de taches de rouilles et de concrétions ferromanganiques), le pédologue dispose de deux méthodes de mesures qui lui permettent de se faire une idée de la disponibilité de l'oxygène dans le sol :

— **mesure des formes de porosité, notamment capacité en air** : Une capacité en air suffisante, assure la diffusion rapide de l'oxygène, dans les pores moyens et grossiers, jusqu'au voisinage immédiat des racines absorbantes, qui peuvent l'absorber soit directement, soit au travers de la mince pellicule d'eau qui les entoure (EHLERS, 1982). Tous les auteurs sont d'accord pour estimer à 10-12 % (en volume) la capacité en air qui est encore suffisante (valeur adoptée par le «Soil Survey» de Grande Bretagne, HALL *et al.*, 1977), et 5 % le seuil critique au-dessous duquel la respiration des racines n'est plus assurée (HILDEBRAND et WIEBEL 1981, Mc KEAGUE 1987).

— **mesure du potentiel d'oxydo-réduction Eh** (exprimé en volts).

La valeur du Eh est en relation étroite avec la forme des oxydes de fer libres du sol, oxydée ou réduite, comme le montre la figure 2 : la courbe de l'équilibre $Fe^{2+}-Fe(OH)_3$ montre que l'acidité renforce le pouvoir réducteur du sol pour une valeur de Eh déterminée ; il est dès lors possible de délimiter trois domaines de Eh : 1) $Eh > 0,45$ V., domaine d'aération suffisante, où le fer est entièrement à l'état ferrique (colora-

tion brune du fer lié aux argiles); 2) Eh compris entre 0,45 V et 0; domaine de l'équilibre Fe^{2+} - $\text{Fe}(\text{OH})_3$ dit «d'anaérobiose facultative»; l'oxygène descend en-dessous d'un seuil critique, ce qui ralentit la biodégradation des composés organique solubles; 3) Eh négatif: le milieu est fortement réducteur, dit à «anaérobiose stricte»; les fermentations s'installent; l'humus se modifie et se transforme en anmoor, voire en tourbe.

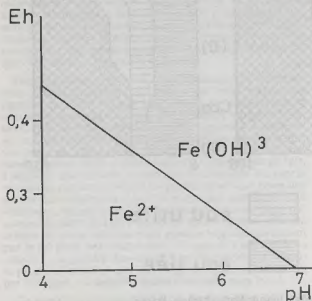


FIG. 2. — Courbe des équilibres Fe^{2+} - $\text{Fe}(\text{OH})_3$ en fonction du pH et de l'Eh.

Equilibrium Fe^{2+} - $\text{Fe}(\text{OH})_3$ related to pH and Eh.

D'après ces deux critères, il est possible de classer les sols en quatre groupes :

— **Sols constamment aérés**, à bonne capacité en air et à Eh supérieur à 0,45 V.; la structure est partout favorable; le sol est un sol brun ou un sol brun lessivé (sur limons ou marnes); même s'il existe un horizon Bt enrichi en argile par lessivage, généralement celui-ci reste bien aéré; dans certains cas, cependant cet horizon Bt se colmate, des taches rouille apparaissent, la pénétration des racines est limitée (cas du sol n° II, figure 1).

— **Sols aérés à la partie supérieure du profil, asphyxiants à la base**: il existe une forte opposition de capacité en air et de Eh entre le sommet et la base du profil. Un cas fréquent concerne les sols à nappe permanente très réductrice mais qui laisse en été une tranche superficielle bien aérée, où peuvent se développer les racines des plantes peu hygrotolérantes; l'horizon profond de Gley, se montre très réducteur (teinte gris verdâtre); il s'agit d'un gley oxydé à hydromull, caractérisé par un horizon oxydé à taches rouilles, formé au-dessus du gley réduit.

— **Sols temporairement mal aérés** (Eh de l'ordre de 0,3 à 0,4 volts, c'est-à-dire domaine de l'anaérobiose facultative); la respiration des racines est mal assurée à certaines saisons. Deux types de profils sont à ranger dans cette catégorie; 1) les sols très argileux de bas fonds (pelosols), à structure massive, à capacité en air inférieure à 5 % en volume, parfois nulle; bien que ces sols soient dépourvus de nappe, tous les

pores sont «engorgés» en saison humide; 2) les sols dits «Pseudogley» à nappe perchée atteignant la surface en hiver; en été la nappe disparaît, l'aération redevient normale; le Eh des périodes de saturation par l'eau ne s'abaisse guère en-dessous de 0,3 à 0,4 V. (MATHIEU *et al.*, RANSOM et SMECK 1986).

— **Sols constamment très asphyxiants** (Eh < 0 sur la totalité du profil): il s'agit des gley réduits à anmoor et des tourbes à nappe permanente et stagnante proche de la surface; l'absence d'oxygène est constante et totale; seules les espèces dotées d'un mécanisme de résistance à l'asphyxie peuvent survivre dans ce milieu.

2. CLASSEMENT DES GROUPES ÉCOLOGIQUES EN FONCTION DE LEUR HYGROTOLÉRANCE

Plusieurs méthodes ont été mises en oeuvre par les chercheurs pour déterminer le degré d'«hygrotolérance» des espèces forestières: la méthode statistique, utilisée par BECKER (1971) en forêt de Charmes (Meurthe-et-Moselle), permet de mettre en évidence la relation précise qui existe entre la présence d'une espèce donnée avec le niveau hivernal et la durée des nappes perchées. Cet auteur a procédé également à l'étude du comportement des mêmes espèces dans des cas de végétation, soumises à des conditions alternées de saturation par l'eau et de dessiccation plus ou moins complète du profil. Enfin d'autres auteurs ont procédé à des expériences précises de physiologie sur les espèces les plus hygrotolérantes, afin de mettre en évidence les mécanismes mis en oeuvre par la plante pour pallier le manque d'oxygène dans le sol: LÉYTON et ROUSSEAU (1958), WEBSTER (1962), ont montré à ce propos que ces espèces ont la possibilité d'utiliser l'oxygène capté par les parties aériennes pour le faire parvenir jusqu'aux racines. En ce qui concerne les espèces plus modérément hygrotolérantes (le Chêne pédonculé par exemple), BELGRAND et LEVY (1985), ont mis en évidence une adaptation particulière du système racinaire lorsque cette espèce croît en milieu mal aéré.

Les résultats des recherches de BECKER (1971) concernant deux espèces-types, la molinie (*Molinia caerulea*) et la canche cespicieuse (*Deschampsia coespitosa*), seront analysés plus en détail: la molinie colonise en forêt de Charmes, les pseudogley podzoliques (à horizon blanchi) et à hydromor très acide; la nape perchée affleure de décembre à mai, puis disparaît complètement; le fer libre est entièrement réduit et éliminé des horizons supérieurs ce qui suppose un Eh très bas, aggravé par la forte acidité; la molinie est donc très hygrotolérante ce qui lui permet de coloniser aussi certains milieux tourbeux et à anmoor acide. Quant à la canche cespicieuse, elle croît sur les pseudogleys «moyens» sur marnes, à hydromull, milieu par conséquent beaucoup moins acide, ce qui atténue l'action nocive de la nappe hivernale: celle-ci n'affleure pas, mais se situe, en moyenne, à 15 cm de la surface; par ailleurs, l'expérience en case de végétation prouve que cette espèce résiste bien à une certaine dessiccation estivale, qui intervient après disparition de la nappe perchée; il s'agit donc bien d'une espèce hygrotolérante, à un degré moindre toutefois que la molinie; SANDERSON et ARMS-TRONG (1980) ont par ailleurs mis en évidence sa résistance à la toxicité du fer ferreux; elle résiste à des doses deux fois plus élevées que la mercuriale perenne, espèce particulièrement exigeante en oxygène.

Cette constatation montre bien la différence de comportement qui existe, en matière d'exigence en oxygène, entre les espèces croissant en milieu aéré (espèces des mull et même certaines espèces très exigeantes en eau, le peuplier de culture

par exemple), et celles qui manifestent une hygrotolérance plus ou moins marquée, et sont en général « sociales » : à ce point de vue on peut schématiquement distinguer trois niveaux :

— les espèces hygrotolérantes, supportant une absence totale d'oxygène, même en été : ce sont les espèces des tourbes ou des annuoirs tourbeux, grands carex (milieu riche en calcium), *Sphagnum* sp. (milieu acide).

— Les espèces hygrotolérantes, résistant à une insuffisance d'oxygène, qui se manifeste temporairement, surtout en hiver et au printemps : c'est le cas de la molinie, et aussi du bœuf pubescent et de la bourdaine (*Rhamnus frangula*).

— les espèces à hygrotolérance modérée, qui caractérisent les pseudogleys peu acides, ou les sols très argileux : canche cespéuse, *Carex glauca*.

Les feuillus sociaux, manifestent de grandes différences de comportement à cet égard ; on peut les classer par ordre d'hygrotolérance croissante de la façon suivante : hêtre, chêne sessile, chêne pédonculé, aune glutineux.

IV — PHYSIQUE DU SOL ET ALIMENTATION EN EAU

Si, dans la majorité des cas (sols bien drainés), l'alimentation en eau des espèces forestières est assurée par la réserve R d'eau utile maximale, provenant des pluies et retenue par capillarité (eau capillaire dite « suspendue »), il est également fréquent qu'une nappe d'eau, lorsqu'elle se situe à la profondeur adéquate, fournisse de l'eau aux racines grâce au phénomène dit d'« ascension capillaire » : il s'agit alors d'eau capillaire dite « soutenue » par la nappe. Cette eau capillaire soutenue joue un rôle essentiel pour l'alimentation en eau, pendant les périodes estivales à forte évapotranspiration, lorsque la réserve d'eau retenue s'épuise et devient de plus en plus difficile à absorber par les racines : en règle générale, cette réserve diminue, en effet, progressivement en été et se reconstitue en période hivernale, ou moins sous climat parisien.

En ce qui concerne les nappes, les nappes perchées superficielles ne jouent qu'un rôle négatif, puisqu'elles disparaissent lorsque les besoins en eau des plantes sont les plus importants. Seules les nappes permanentes, ou à défaut les nappes temporaires, situées profondément dans le profil et de durée assez longue (sols lessivés hydromorphes), exercent une action bénéfique sur l'alimentation en eau des plantes.

1. ESTIMATION DES RÉSERVES HYDRIQUES

□ Cas des sols dépourvus de nappe : l'eau utile retenue doit être mesurée (ou à défaut estimée), horizon par horizon dans toute l'épaisseur du profil prospectée par les racines : fréquemment, celle-ci est limitée par la présence d'un horizon « colmaté » ou très tassé (appelé « fragipan ») ou par celle d'une dalle de roche dure ; encore faut-il tenir compte de la possibilité, pour les racines de certains arbres, de s'insinuer dans les fissures des roches remplies de terre fine ; c'est effectivement la terre fine qui seule est susceptible de retenir les réserves d'eau utile : le volume des cailloux et graviers doit être pris en compte et soustrait du volume de sol mis à la disposition des racines ; d'après la granulométrie de la terre fine, il est

possible de calculer de façon approximative la réserve maximale d'eau utile ; sables grossiers : 0,5 mm par centimètre de sol ; sables fins un peu limoneux : 1 mm ; limon sableux : 2 mm ; limon un peu argileux : 2,5 mm ; argiles : 1 à 2 mm (point de fêlissement très élevé, ce qui limite l'eau utile).

En fait la réserve R n'a pas globalement la même valeur ; l'eau capillaire devient de moins en moins facile à absorber à mesure qu'elle s'épuise, et que, par conséquent, le pF augmente ; les plantes s'adaptent plus ou moins facilement à cette situation, suivant les espèces (nous le verrons plus loin) en réduisant leur consommation, ce qui se traduit par une baisse de l'évapotranspiration : selon KREUTZER et HUSER (1978), une forêt feuillue voit son évapotranspiration (et donc sa consommation) passer de 5 à 6 mm par jour, en été, pour une eau à pF₂ (limite supérieure de l'eau utile), à 2 mm pour l'eau se trouvant à pF 2,5 à 3,5 et tomber en dessous de 1 mm pour un pF supérieur à 3,5 : dans ces conditions la croissance diminue progressivement, seule la survie étant assurée pour les pF élevés.

En outre une question se pose : sur quelle épaisseur du sol, la réserve doit-elle être estimée, lorsqu'il s'agit de sols profonds, étant donné que les racines de certains arbres descendent jusqu'à plusieurs mètres ? Pour répondre à cette question il convient de tenir compte de deux faits importants : 1) selon l'horizon où elle se situe une quantité d'eau déterminée n'a pas la même utilité : d'après BOEDT et VERHEYE (1986), les racines les plus superficielles ont, à pF égal, une capacité d'absorption de l'eau plus grande que les racines profondes ; selon RITCHIE (1986), en ce qui concerne les arbres, seules les racines situées au sommet du profil peuvent absorber l'eau nécessaire à la croissance, les racines profondes étant tout juste capables d'assurer la survie lorsque les réserves des horizons supérieurs sont épuisées. 2) Les réserves de surface étant renouvelées par les pluies d'été, plus fréquemment que les réserves profondes, offrent souvent un pF plus bas et sont, de ce fait, plus faciles à absorber.

Dans ces conditions, la plupart des auteurs conviennent d'estimer la réserve d'eau utile sur une épaisseur de 1 mètre, chaque fois que le développement des racines n'est pas limité par un obstacle mécanique : de telles évaluations ne peuvent être qu'approximatives, elles permettent néanmoins d'effectuer des comparaisons valables d'une station à l'autre.

□ Cas des sols possédant une nappe permanente : il convient d'ajouter à la réserve R d'eau retenue, une tranche d'eau déterminée fournie par la nappe : son efficacité dépend de sa profondeur (notamment la profondeur estivale, seule importante), d'autre part, de la granulométrie des horizons qui la surmontent : très faible pour les argiles au sein desquelles le débit est très lent, et pour les sables grossiers en raison de la faible hauteur de remontée capillaire, elle est optimale pour les limons : cet apport a été estimé à 1,5 mm à 2 mm par jour, en été, pour une profondeur de la nappe d'environ 1,20 m à 1,50 m, ce qui représente un apport d'environ 200 mm pour la période estivale (MC KEAGUE et al. 1984, WESSOLEK et al. 1985). Ces chiffres doivent être fortement majorés pour les espèces très hygrophiles, dont les racines se trouvent au contact, voire au sein même de la nappe.

Lorsque la nappe est située plus profondément (plus de 2 m), son efficacité est considérablement réduite ; elle ne fournit plus aux racines des espèces herbacées qu'une fraction de mm par jour (davantage cependant aux arbres à enracinement plus profond) ; il s'agit le plus souvent de sols colluviaux très profonds situés dans des dépressions, au bas d'une pente : cette situation géomorphologique favorise, sinon la présence d'une vraie nappe, au moins un apport d'eau supplémentaire dû à l'écoulement latéral d'eau le long de la pente, au sein du profil (GATH et al. 1987) ; il n'est malheureusement pas possible de chiffrer avec précision l'apport

latéral dont ce type de station bénéficie ; il est d'ailleurs très variable suivant le sol et les conditions géomorphologiques.

□ **Récapitulation** : il existe dans la littérature, de nombreuses estimations de réserve d'eau utile, pour les situations écologiques variées ; la plupart des chiffres proposés se confirment : la réserve d'eau retenue (R) pour un sol de limon bien drainé est de l'ordre de 250 mm pour 1 mètre (MC KEAGUE 1987, MULLER 1987). La comparaison qui a pu être effectuée entre les différentes stations de la forêt de Marly, dans le bassin parisien (BELGRAND et DUCHAUFOR 1986) et celles des plateaux calcaires de Lorraine (BECKER *et al.* 1980) est, à cet égard, significative, car il a été tenu compte des apports latéraux, pour les stations situées dans des dépressions, ou des zones situées en bas de pente :

R (mm) 50 à 100	Forêt de Marly podzol (sable grossier)	Plateau calcaire lorrain Rendzine de pente (calcaire dur)
100 à 200 :	Sol podzolique (sable fin) Sol brun calcaire (calcaire marneux)	Sol brun calcaire (calcaire marneux)
> 200 :	Sol brun lessivé (limon des plateaux)	Sol brun lessivé sur marnes
≥ 300 :	Sol brun lessivé (sur limon colluvionné)	Sol brun colluvial

2. CLASSEMENT DES GROUPES ÉCOLOGIQUES EN FONCTION DE LEURS BESOINS EN EAU

Il convient de procéder à l'estimation des besoins en eau des groupes écologiques afin de les mettre en parallèle avec les possibilités offertes, à ce point de vue, par les «stations» forestières. Or cette estimation est difficile et ne peut déboucher sur des chiffres très précis ; elle permet toutefois de classer les plantes indicatrices les unes par rapport aux autres ; l'écologiste dispose, à cette fin, de deux méthodes :

— la **méthode statistique**, utilisée, notamment, par les auteurs de « catalogues de stations » déjà publiés et de divers chercheurs en matière d'écologie forestière : nous ne pouvons donner ici la liste exhaustive des travaux effectués dans ce domaine : citons BECKER *et al.* (1980), GIRAULT (1981), BRETHER (1984). Le tableau dressé par PAUTOU et GIREL (1986) des formations végétales de la vallée de l'Ain, en liaison avec deux variables, la granulométrie d'une part, la profondeur de la nappe d'autre part, mérite une mention spéciale : la nappe (notamment son niveau estival) jouant dans ce cas précis, un rôle particulier, il est possible d'estimer sa contribution annuelle à la nutrition en eau des groupements forestiers décrits ; on passe des groupements les plus hygrophiles aux groupements mésophiles (sur limons), voire xérophiles (sur sables et galets), dans les zones où la nappe, trop profonde, n'est plus d'aucune utilité.

□ la **méthode des bilans climatiques**, apporte des précisions supplémentaires : ces bilans permettent de comparer mois par mois, pour une région donnée, la pluviométrie (P) l'évapotranspiration potentielle (ETP), exprimées en millimètres, le déficit hydrique estival correspondant à la valeur P-ETP : pour la région de Versailles qui nous intéresse, ce déficit est évalué selon les auteurs à 170–190 mm, (annuellement) ; on voit que ce déficit est inférieur à la réserve R en eau utile des sols limoneux profonds (250 mm à Marly) : ceci permet, en année normale, d'assurer la nutrition en eau, des espèces à exigence moyenne (dites «mésophiles»), mais non des espèces

très exigeantes (dites hygrophiles), qui doivent en permanence trouver dans le sol de l'eau à faible pF, et ne peuvent survivre aux périodes de sécheresse, même courtes. En revanche, les plantes «xérophiles», ont la possibilité, en diminuant fortement leur ETP (il s'agit alors, en fait d'ETR, évapotranspiration «réelle») de résister à des périodes de sécheresse prolongées.

Il est intéressant, à ce propos de comparer l'ETP donnée par divers auteurs (cités par OZENDA, 1982) pour différentes formations végétales des plaines de la moitié nord de la France : 200 mm pour une prairie sèche à *Bromus erectus*, 320 mm par contre, pour une prairie humide, caractéristique des stations à sol colluvial profond, alimentées en eau par apport latéral, donc semblables à celles qui ont été décrites pour des formations forestières, relativement exigeantes en eau (formations «mésophygrophiles»). Il convient de souligner la grande variabilité des valeurs d'ETP pour les forêts de Hêtre (260 à 460 mm), ce qui exprime la grande faculté d'adaptation de cette essence — sur laquelle nous reviendrons — en matière d'alimentation en eau.

En résumé, il est possible de distinguer quatre grands groupes écologiques forestiers, en fonction de leur exigence en eau :

— **groupes hygrophiles** : forte exigence en eau à bas pF ; présence d'une nappe permanente peu profonde.

— **groupes mésophygrophiles** : exigences en eau encore importantes ; fortes réserves d'eau retenue, bénéficiant d'un apport supplémentaire soit par apport latéral, soit par une nappe profonde (total ≥ 300 mm).

— **groupes mésophiles** : fortes réserves d'eau retenue ; R, 200 à 250 mm.

— **groupes xérophiles** : faibles réserves, inférieures à 100 mm.

Remarque : Il n'a pas semblé possible de distinguer les groupes méso-xérophiles, signalés par certains auteurs (réserve 100 à 200 mm) ; en fait, ce domaine intermédiaire est disputé entre les groupes mésophiles et xérophiles, dont l'un ou l'autre l'emporte selon les conditions topographiques et le degré d'ensolaillement (les xérophiles sont souvent des «héliophiles»).

V — RÉCAPITULATION CONCERNANT L'ENSEMBLE DES PROPRIÉTÉS PHYSIQUES DU SOL

La synthèse générale visant à prendre en compte à la fois les exigences des plantes en oxygène et en eau, est difficile car les deux exigences sont souvent antagoniques : certaines espèces sont à la fois exigeantes en eau mais non hygrotylérantes ; d'autres enfin sont hygrotylérantes, mais acceptent des phases saisonnières de relative dessiccation du sol. En fait, les choses sont plus complexes, dans la mesure où il existe des degrés aussi bien en ce qui concerne l'exigence en eau, qu'en ce qui concerne l'hygrotylérance ; la combinaison de cette double exigence conduit à distinguer sept cas principaux :

— **Milieus asphyxiants en permanence** (Eh < 0) : tourbes et gley réduit à anmoor ; présence de groupes à la fois très hygrotylérants et hygrophiles : grands carex en milieu neutre, lande humide à *Sphagnum* et *Erica tetralix* en milieu acide.

— **Milieus à nappe permanente peu profonde, mais aérés en surface** : gley oxydé à hydromull ; présence d'espèces hygrophiles, mais exigeant une certaine aération des horizons de

TABLEAU I

Types d'humus, physique du sol, formations forestières
Different humus, physical characteristics of the soil, and types of woods

Régime hydrique et aération	pH et activité biologique décroissants		
Milieu asphyxiant à nappe de surface	TOURBE - ANMOOR EUTROPHES		TOURBE, ANMOOR ACIDES
	Groupes des tourbières eutrophes formations à grands Carex		Lande humide à <u>Sphagnum</u> , <u>Erica tetralix</u>
Milieu aéré en surface nappe perm. (1,20-1,50m)	HYDROMULL EU- et MESOTROPHE		HYDROMODER (-MOR)
	Aulnaie - Frênaie neutrophile à <u>Carex pendula</u>		Aulnaie acidiphile à Saules, Bouleau pubescent (Sphagnum, molinie)
Milieu saisonnièrement très asphyxiant nappe perchée	{Groupements transitoires des coupes à juncs et Agrostis}		Chênaie (pédonculé) à Bouleau pubescent molinie, bourdaine (forte hygrotolérance)
	HYDROMULL EU - et MESOTROPHE		
Milieu saisonnièrement pauvre en oxygène	Chênaie (pédonculé) à Charme à <u>Deschampsia coespitosa</u> <u>Carex glauca</u>		
Milieu aéré à fortes réserves hydriques R > 300	MULL CARB. EUTROPHE, MESOTROPHE		MODER MOR
	Chênaie (pédonculé), Frênaie à Charme		Chênaie (pédonculé) à Bouleaux molinie
	Groupes neutrophiles mésohygrophiles	Erable sycomore fougères	
Milieu aéré à réserves fortes ou moyennes (R > 200)	MULL CARB. EUTROPHE, MESOTROPHE		MODER MOR
	Hêtraie et Chênaie (sessile) à Hêtre		Chênaie acidiphile à Bouleau verruqueux et Chataignier <u>Pteridium aquilinum</u> <u>Deschampsia flexuosa</u>
	Erable champêtre et fruticée neutrophile Groupes neutrophiles peu exigeants → exigeants	à Charme, Groupe mesoacidiphile	
Milieu sec à réserves faibles (R < 100)	MULL CARB. EUTROPHE		MODER MOR
	Hêtraie calcicole, Pré-bois à Chêne pubescent (Graminées xérophiles)		Chênaie dégradée à Bouleaux <u>Leucobryum glaucum</u> Bruyère sèche à Callune, <u>Erica cinerea</u>

surface : Aulnaie - Frênaie à *Carex pendula*

— Milieux saisonnièrement très asphyxiant (nappe perchée superficielle très acide) : pseudogley podzolique à hydromor : Eh 0,3 à 0,4 V. en période de saturation, assèchement relatif du profil en été ; présence de groupes hygrotolérants, bouleau pubescent, *Rhamnus frangula*, *Molinia caerulea*.

— Milieux saisonnièrement mal aérés (nappe perchée très temporaire, milieu peu acide) : pseudogley moyen à hydromull, parfois pélosol argileux, saisonnièrement « engorgé » ; présence d'espèces mésophiles, à hygrotolérance moyenne (chêne pédonculé, *Viburnum opulus*, *Deschampsia coespitosia*).

— Milieux bien aérés sur toute l'épaisseur du profil, à fortes réserves d'eau (> 300 mm), liées, soit à la position topographique, soit à la présence d'une nappe profonde (2 mètres ou plus) ; sols colluviaux, sol brun lessivé à gley profond, (en milieu acide : sol lessivé acide à pseudogley) ; présence d'espèces mésophygrophiles, le plus souvent neutrophiles, si l'humus est un mull : par exemple : *Glechoma hederacea*, *Siachys sylvaticus*, *Ficaria ranunculoides* etc..

— Milieux bien aérés sur toute l'épaisseur du profil, à réserves moyennes et fortes d'eau capillaire retenue (> 200 mm). Profil pédologique de type variable suivant la nature du matériau : sol brun calcaire ou calcaïque, sol brun eutrophe ou acide, sol brun lessivé, sol lessivé acide ; présence de groupes mésophiles, dont la composition varie suivant le type d'humus : neutrophiles (*Mercurialis perennis*) mesoacidiphiles (*Lamium galeobdolon*) acidiphiles (*Deschampsia flexuosa*).

— Milieux secs à réserves faibles d'eau retenue (R moins de 100 mm, parfois 50 mm) ; ils sont de deux types qui diffèrent par le pH, la teneur en calcium, l'évolution pédologique : Rendzines superficielles sur calcaires durs, podzols sur sables ; les premières sont caractérisées par la présence d'espèces neutro-xérophiles (ex. *Sesleria coerules* des Hêtraies calcicoles), les seconds par la lande à bruyères (*Calluna vulgaris*, *Erica cinerea*), composée d'espèces très acidiphiles et xérophiles.

VI — ESSAI DE SYNTHÈSE : pH, TYPES FACTEURS PHYSIQUES

Malgré la difficulté de cette tentative, il paraît possible d'essayer de présenter une synthèse générale confrontant les données d'un premier article portant sur le pH et les types d'humus (DUCHAUFOR, 1989), et de celui-ci sur les propriétés physiques des sols, par le moyen d'un tableau à double entrée (Tabl. I) ; à défaut de pouvoir donner, dans le cadre de cet article, les listes exhaustives d'espèces caractéristiques, nous nous bornons à présenter les groupements forestiers désignés par les espèces arborescentes principales avec parfois indication d'une ou deux espèces caractéristiques largement dominantes : les types de formations ainsi distingués concordent parfaitement avec ceux définis par BOURNERIAS (1979), à qui nous avons emprunté la plupart des dénominations utilisées : on trouvera dans son ouvrage les listes détaillées d'espèces caractéristiques pour chacune de ces formations.

L'examen du tableau présenté, montre que la distribution des groupements forestiers offre certaines particularités qu'il convient d'expliquer :

1) Dans les stations où les facteurs physiques jouent un rôle prépondérant (sols sous la « dominance » de l'eau), les

facteurs chimiques, le pH, le type d'humus passent au deuxième plan : une bonne alimentation en eau « corrige » dans une certaine mesure les défauts chimiques (LE TACON, 1976). Inversement, le manque d'oxygène, étant nocif à l'égard de toutes les formes de nutrition, interdit aux espèces « exigeantes » l'accès aux sols chimiquement riches ; dans ces conditions le seul facteur différentiel à l'égard des espèces hygrophiles ou hygrotolérantes reste la forte acidité, qui renforce les phénomènes d'asphyxie et de toxicité (Fe^{2+} conjugué, à cet égard son action avec celle de Al^{3+}). Le type d'humus n'exerce son action discriminante sur la répartition des espèces que dans les stations bien drainées, au moins en surface, notamment celles qui concernent les groupes mésophiles et xérophiles.

2) Les groupes écologiques qui sont à la fois acidiphiles et très hygrotolérants, manifestent un pouvoir d'expansion considérable, d'autant plus marqué qu'ils sont susceptibles de résister à des phases de dessiccation saisonnière du profil : c'est le cas de la molinie bleue qui colonise tous les milieux acides et bien pourvus en eau, qu'ils soient asphyxiants ou non ; la seule espèce sociale qui soit susceptible de la concurrencer étant la grande fougère (*Pteridium aquilinum*), mais seulement dans les milieux moins humides (espèce mésophile).

3) Les milieux secs, insuffisamment pourvus en réserves d'eau utile se comportent toujours en sols pauvres sur le plan chimique quel que soit leur humus. En milieu acide, la toxicité aluminosol est considérablement aggravée (KRIZEK et FOY, 1988) ; le mull mésotrophe est instable et se transforme rapidement en moder.

CONCLUSION

Ces deux articles concernant les relations entre les propriétés du sol et les groupements forestiers, n'ont pas la prétention d'être complets : ils ont simplement pour but de définir une méthode de travail, en vue de l'étude des stations en forêt, à l'aide d'exemples précis, pris dans une région donnée : une station ne peut être définie valablement que par la mise en évidence des corrélations existant entre le milieu — en particulier le sol — et celle de la végétation, peuplement compris ; l'étude de ces corrélations passe nécessairement par celle des conditions de nutrition, qui permet seule une orientation efficace de la sylviculture. Lorsque ces corrélations ont été perturbées ou modifiées par une action humaine prolongée, la connaissance de l'histoire de la forêt permet d'interpréter ces anomalies et, le cas échéant, d'en tirer parti. Comme exemple concret, nous prendrons le cas du Hêtre, car sa grande plasticité (en dehors de sa faible résistance à des conditions asphyxiantes) lui permet de coloniser des stations très variées, aussi bien acides que calcaires, à fortes ou au contraire à faibles réserves d'eau ; ceci a déjà été noté par BECKER (1978) et TIMBAL (1980). Ces différents types de hêtraies s'opposent par la croissance et la morphologie des arbres, la nature et la qualité des produits, etc.. Le sylviculteur ne peut adopter les mesures qui s'imposent, dans chaque cas particulier, que s'il possède une bonne connaissance des conditions de milieu et de nutrition.

BIBLIOGRAPHIE

- BECKER (M.), 1971. — Études des relations sol-végétation en condition d'hydromorphie dans une forêt de la plaine lorraine. Thèse doct. Nancy, 225 p

- BECKER (M.), LE TACON (F.), TIMBAL (J.), 1980. — *Les plateaux calcaires de Lorraine*. Ecole du G.R.E.F., Nancy, 216 p.
- BELFORD (R.K.), CHRISTIAN (D.G.), CANNEL (R.Q.), GOSS (M.J.), — Fonctionnement hydrique des sols. *Colloque A.F.E.S., Dijon*, 167-175.
- BELGRAND (M.), 1978. — *Étude pédologique de quelques stations de la forêt de Marly*; DEA, INA Paris-Gignion, 96 p.
- BLEGRAND (M.) et DUCHAUFOUR (Ph.), 1980. — C.R. Acad. Agric. Fr., 66, 12, 1069-1078.
- BLEGRAND (M.) et LEVY (G.), 1985. — *Science du Sol*, 4, 227-239.
- BOEDT (L.) et VERHEYE (W.), 1986. — *Pédologie* (Gand), 1, 33-43.
- BOURNERIAS (M.), 1984. — *Guide des groupements végétaux de la région parisienne*, SEDES et MASSON édit. Paris, 483 p.
- BRETHES (A.), 1984. — *Catalogue des stations forestières de la Haute-Normandie*, Office National des Forêts, Paris, 421 p.
- DUCHAUFOUR (Ph.), 1985. — Colloques phytosociologiques, phytosociologie et foresterie XIV. Ecole du G.R.E.F. Nancy, 314-321.
- DUCHAUFOUR (Ph.), 1986. — La typologie des stations forestières, utilisation des données de la pédologie. *C.R. Acad. Agric. France*, 72, 10, 883-891.
- DUCHAUFOUR (Ph.), 1988. — *Abrégé de pédologie*, Masson, Paris, 224 p.
- DUCHAUFOUR (Ph.), 1989. — Pédologie et groupes écologiques. I. Rôle du type d'humus et du pH. *Bull. Ecol.*, 20 (1).
- DUVIGNEAUD (P.), 1974. — *La synthèse écologique*. Doin, Paris, 296 p.
- EHLERS (W.), 1982. — *Mitteilungen D.B.G.* 34, 116-128.
- GATH (ST.), FREDE (H.G.), MEYER (B.), 1987. — *Mitteilungun D.B.G.* 55 (II), 751-756.
- GEISLER (G.), 1973. — in «*Pseudogley and Gley*», Verlag Chemie Stuttgart, 557-566.
- GIRAULT (D.), 1981. — *Les stations forestières de la Woivre* INRA-CNRF, 97 p.
- HALL (D.G.), REEVE (M.J.), THOMASSON (A.J.), WRIGHT (V.F.), 1977. — *Soil Survey Technical monograph*. Harpenden 75 p.
- HILDEBRAND (E.E.), WIEBEL (M.), 1981. — *Mitteilungen D.B.G.*, 32, 51-58.
- KREUTZER (K.) et HUSER (R.), 1978. — *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 80, 92.
- KRIZEK (I.) et FOY (C.D.), 1988. — *Journal of plant nutrition*, 11 (4), 351-367.
- LE TACON (F.), 1976. — *Le calcaire dans le sol : influence sur le comportement de l'épicéa et du pin noir*. Thèse doct. Nancy, 215 p.
- LEYTON (L.) et ROUSSEAU (L.), 1958. — *The physiology of forest trees*. K.V. Thimann edit., Ronald Press, N.Y. 23, 467-475.
- MARSCHNER (H.), 1973. — «*Pseudogley and Gley*», Verlag Chemie, Stuttgart, 541-555.
- MATHIEU (L.), VAN PRAAG (H.), WEISSEN (F.), DELECOUR (F.), SOUGNEZ (N.), *Catena*, Braunschweig, 8, 299-323.
- McKEAGUE (J.A.), EILERS (R.G.), THOMASSON (A.J.), REEVE (M.J.), BOUMA (J.), GROSSMAN (R.B.), FAVROT (J.C.), RENGIER (M.), STREBEL (C.), 1984. — *Geoderma*, 34 (1), 69-100.
- McKEAGUE (J.A.), 1987. — *Soil Sc. Soc. Amer. J.*, 51, 148-152.
- MERIAUX (S.), 1987. — «Le drainage». *C.R. Acad. Agric. France*, 73 (4), 61-74.
- MULLER (W.), 1987. — *Mitteilungen D.B.G.*, 53, 213-217.
- OZENDA (P.), 1982. — *Les végétaux dans la biosphère*. Doin édit., Paris, 430 p.
- PAUTOU (G.) et GIREL (J.), 1986. — *Doc. Carto. Ecol. Grenoble*, XXIX, 75-96.
- RANSOM (M.D.) et SMECK (N.E.), 1986. — *Soil Sc. Soc. Amer. J.* 50, 1281-1289.
- RITCHIE (J.T.), 1986. — Soil water and plant productivity. *XIII Congrès A.I.S.S. Hambourg*, vol. I, 13-28.
- SANDERSON (P.L.), ARMSTRONG (W.), 1980. — *J. of Soil Science*, 31 (4), 643-653.
- TIMBAL (J.), 1980. — in «*Actualités d'écologie forestière*. P. PES-SON, édit. Gauthier-Villars, 257-283.
- WEBSTER, 1962. — *Journ. Ecol.*, 50, 619-637 et 639-650.
- WESSOLEK (G.), RENGIER (M.), FACKLAM (M.), STREBEL (O.), 1985. — *Mitteilungen D.B.G.*, 41, 357-364.

ÉLÉMENTS POUR UNE TYPOLOGIE FONCTIONNELLE DES EAUX COURANTES : 1. REVUE CRITIQUE DE QUELQUES APPROCHES EXISTANTES*

par Jean-Gabriel WASSON

CEMAGREF — Division Qualité des Eaux, Pêche et Pisciculture, Laboratoire d'Hydroécologie Quantitative
3 quai Chauveau — 69009 LYON — France

MOTS-CLÉS : Bassin versant - Classification - Eaux courantes - Ecologie - Revue - River Continuum Concept - Typologie - Zonation.

KEY-WORDS : Classification - Review - River - River Continuum Concept - Stream - Typology - Watershed - Zonation.

RÉSUMÉ (Mise au point)

Les principales approches de la typologie des eaux courantes sont passées en revue.

Les premières classifications à but piscicole, malgré leurs bases écologiques, n'ont pas fait école. En Europe ont été développés des systèmes de zonation (sectorisation amont-aval) reliant les changements des peuplements de poissons ou d'invertébrés à l'évolution de paramètres de nature morphodynamique, thermique ou chimique. La réalité des zonation et l'influence respective des facteurs qui les déterminent sont discutées.

Les classifications visent à caractériser des segments homogènes de cours d'eau. Certaines n'utilisent que des paramètres abiotiques. En Grande Bretagne, les rivières ont été classées à partir des espèces d'invertébrés en relation avec des paramètres chimiques et morphodynamiques ; cela aboutit à la discrimination de zones, mais aussi des types de rivières qui diffèrent par le substrat ou l'alcalinité.

Le River Continuum Concept, proposé aux USA comme modèle théorique du fonctionnement énergétique d'un écosystème original standard, a été fortement critiqué pour certains postulats. Le R.C.C. prédit l'évolution longitudinale du métabolisme global, de la diversité des invertébrés en réponse à la variabilité du milieu physique, et de leur répartition en groupes fonctionnels alimentaires suivant les apports organiques. Des corollaires concernent le recyclage des nutriments, l'importance de l'hétérogénéité spatio-temporelle du milieu, et le rôle de la végétation rivulaire. Mais les données ne supportent que partiellement la théorie, et dans les zones moyennes des cours d'eau les conditions régionales et locales semblent prépondérantes pour expliquer les données biologiques. Cette importance fonctionnelle du bassin versant a été soulignée par d'autres auteurs.

En conclusion, une méthode typologique à but pratique devrait combiner ces différentes approches, c'est-à-dire (1) s'appuyer sur une description quantifiée des peuplements et des facteurs clés du fonctionnement biologique, (2) s'appliquer à des segments homogènes quant aux caractères morphodynamiques et physico-chimiques, et (3) s'intégrer à une classification écologique des bassins versants.

SUMMARY (Review)

Main typological approaches for flowing waters. A critical review

The first classifications aimed at fishery management, although firmly ecological, were not followed. European workers developed zonation systems (i.e. longitudinal sectioning), linking changes in fish or invertebrate communities to changes in morpho-hydraulic, thermal or chemical parameters. The reality of zones, and relative influence of zonation factors are discussed.

Classifications try to characterize homogenous river reaches. Some use only abiotic factors. British rivers were classified in using invertebrate species, related to chemical and morpho-hydraulic parameters. This classification led to discrimination of zones, but also of rivers types due to substratum characters or alkalinity.

The USA evolved River Continuum Concept is a theoretical standard for pristine river ecosystem energetics, firmly criticized for some tenets. R.C.C. predict longitudinal evolution of ecosystem metabolism, macroinvertebrate diversity as a response to environmental variability, and distribution of invertebrate functional feeding groups according to organic inputs. Some corollaries deal with nutrients cycling, environmental spatio-temporal heterogeneity, and functional importance of riparian vegetation. But data only partially support the theory, and in middle reaches regional and local conditions seem the most effective in determining biologicals. This functional importance of watershed has been emphasized by other workers.

As a conclusion, a practical typological method should combine these different approaches, i.e. (1) using quantitative data on biota and biological functioning key factors, (2) being applied to homogenous reaches according to physico-chemical and morpho-hydraulic parameters, and (3) being integrated to an ecological classification of watersheds.

INTRODUCTION

Après deux décennies durant lesquelles les problèmes soumis aux hydrobiologistes concernaient essentiellement la pollution de l'eau, le thème de «la gestion équilibrée des milieux aquatiques», enfin considérés dans leur globalité, tend à émerger comme une préoccupation dans les scénarios d'aménagement touchant l'espace non urbanisé. Cette évolution, depuis longtemps préconisée par ces mêmes hydrobiologistes, leur pose en retour des questions fondamentales qu'ils ne sauraient éluder. En effet, gérer signifie conserver un patrimoine, planifier l'utilisation de ressources, prévoir l'impact à long terme des actions préconisées et être en mesure d'en évaluer et contrôler les effets. Très logiquement, les gestionnaires des cours d'eau demandent alors aux scientifiques des méthodes pour évaluer les potentialités d'une rivière, en diagnostiquer les perturbations, et en prévoir l'évolution, cela bien sûr, au moindre coût.

Nous n'avons pas toutes les réponses, mais à l'évidence il nous faut appréhender le fonctionnement du système et l'interpréter en fonction de sa situation écologique particulière; cela sous-entend implicitement un modèle de référence adapté à la région considérée. Un torrent alpin, une rivière normande, un cours d'eau méditerranéen n'ont pas les mêmes potentialités et réagissent différemment à une même perturbation; ils appartiennent à des types distincts, ayant chacun leur fonctionnement propre, ce qui signifie que dans chaque cas la structure de la communauté biologique est déterminée par des facteurs différents. Nous avons donc besoin d'une «typologie fonctionnelle» des eaux courantes, comme outil de base pour une gestion rationnelle de ces systèmes sur des bases écologiques.

Il existe bien évidemment de nombreuses «typologies», mais sous ce terme très général sont regroupées des approches n'ayant en commun que l'objet de la recherche: proposer un système simple et généralisable de caractérisation des systèmes d'eaux courantes. Ainsi les appellations de zonations, de classification, de continuum ou de typologie font en fait référence à des concepts très différents qu'il importera de préciser.

On trouvera dans HAWKES (1975), BOTOSANEANU (1979), et partiellement dans WRIGHT *et al.* (1984) et MINSHALL *et al.* (1985) des revues détaillées des nombreuses tentatives effectuées dans ce domaine. Notre propos est ici d'analyser dans l'optique de la problématique définie ci-dessus, les principales méthodes utilisées en France ainsi que les approches théoriques susceptibles d'application pour décrire et caractériser un tronçon de cours d'eau. Les perspectives de recherche découlant de cette analyse seront développées ultérieurement.

I — LES PIONNIERS

1.1. LA CAPACITÉ BIOGÉNÉTIQUE DE LÉGER (1909)

LEGER énuméra au début du siècle, avec une vision réellement écologique, tous les facteurs à prendre en considération pour évaluer la «capacité biogénétique», c'est-à-dire la productivité piscicole potentielle, d'un cours d'eau à salmonides. Les données à recueillir portent sur la morphologie (pente, largeur, profondeur), le régime hydrologique, la vitesse du courant, le substrat, la chimie de l'eau, les températures extrêmes, la nature des rives et de la végétation riveraine avec la faune d'insectes associée et l'orientation par rapport au vent, la nature géologique de la vallée et son couvert

végétal, enfin toute la flore et la faune aquatiques en insistant sur la quantité (mesurée en volume) de la faune nutritive pour les poissons; les aspects concernant la pêche ou le braconnage, la pathologie des poissons, les obstacles aux migrations ne sont pas oubliés, pas plus que les pollutions, aménagements, ou contraintes administratives. Malheureusement, aucun de ces paramètres n'est réellement quantifié, et l'observateur attentif et expérimenté évalue la capacité biogénétique «comme un examinateur qui doit juger un candidat et lui attribuer une note pour un examen» (LEGER, 1909).

Plus tard, la méthode a été étendue aux cours d'eau à Cyprinidés (LEGER, 1945), et des cartes piscicoles ont été dressées pour quelques départements du sud-est de la France. Ces cartes constituent à l'heure actuelle de précieux documents de référence.

La capacité biogénétique, avec quelques améliorations (VIBERT, 1948) sert à déterminer le nombre d'alevins à déverser dans un cours d'eau pour une production optimale, et à calculer le montant d'une indemnisation à verser aux sociétés de pêche, à la suite d'une pollution (TROCHERIE, 1984). Le fait que cette méthode soit encore utilisée en France à l'heure actuelle prouve au moins que l'intuition écologique de son auteur était assez proche de la réalité des faits.

1.2. LA CLASSIFICATION ÉCOLOGIQUE DE RICKER (1934)

Aux U.S.A., le pionnier de la typologie semble avoir été RICKER (1934), avec sa classification écologique de certains cours d'eau de l'Ontario. Il énumère ainsi les facteurs les plus importants à considérer:

- composition chimique des roches et des sols du bassin versant, qui déterminent la dureté de l'eau et son pH;
- types de sols et végétation du bassin versant, qui déterminent la turbidité;
- vitesse du courant;
- nature du substrat;
- température de l'eau;
- largeur et profondeur, qui avec le courant déterminent le débit;
- flore et faune, déterminée par les facteurs précédents et la biogéographie;
- enfin l'oxygène, influencé par tous les facteurs précédents.

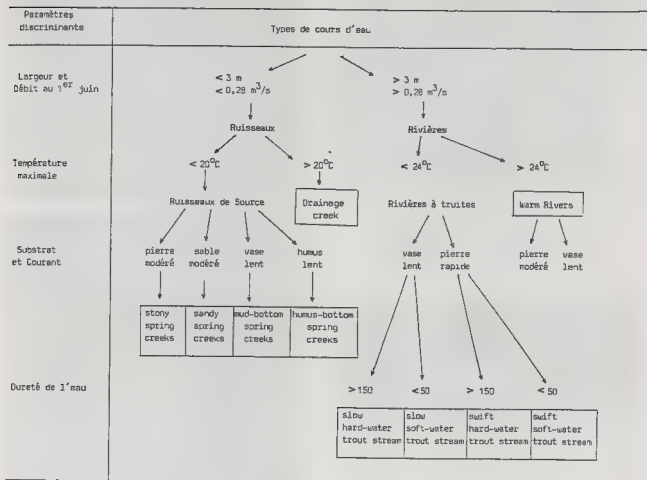
Il en ressort une classification hiérarchique à 4 niveaux, basée sur les paramètres débit, température, substrat et vitesse du courant, et enfin dureté de l'eau (Tableau 1). Mais on constate que le schéma dichotomique n'est pas appliqué de manière rigide, avec des classes plus ou moins arbitraires; il s'agit au contraire d'une tentative réussie de représenter simplement une réalité complexe. Chaque type de rivière est ensuite décrit plus ou moins en détail. Les espèces animales et végétales caractéristiques sont énumérées, et parfois quantifiées en abondance relative dans les différents habitats. Des données sur les régimes alimentaires des principales espèces de poissons sont également présentées.

Tout comme la précédente, cette approche très orientée vers l'aspect piscicole mérite amplement son qualificatif d'«écologique». Malheureusement, les perspectives définies par ces deux pionniers restent à ce jour à peu près inexploitées.

TABLEAU I

Schéma simplifié de la classification de RICKER (1934)

Les encadrés représentent les dix types de cours d'eau de l'Ontario décrits par l'auteur avec leur dénominations originelles.



II — LES ZONATIONS FAUNISTIQUES

La voie des zonations, ouverte en 1928 par CARPENTER en Grande Bretagne (cf. HAWKES, 1975), a été beaucoup plus fréquentée, surtout par les auteurs européens. Il s'agit alors de définir, de l'amont vers l'aval d'un cours d'eau, une succession de zones relativement homogènes caractérisées par leur peuplement, et délimitées à partir de paramètres abiotiques assez simples. Trois méthodes sont fréquemment utilisées en France.

II.1. ZONATION DE HUET (1949)

La succession désormais classique dans les eaux courantes européennes de quatre zones piscicoles, les zones à Truite, (*Salmo trutta* L.), à Ombre (*Thymallus thymallus* L.), à Barbeau (*Barbus barbus* L.) et à Brème (*Abramis brama* L.) était reconnue depuis longtemps (cf. THIENEMANN, 1925). Mais c'est HUET (1949) qui le premier a tenté de délimiter ces zones à partir de deux paramètres simples : la largeur et la pente.

Dans un premier temps, à partir d'une étude des rivières de Belgique, l'auteur énonce ainsi sa règle des pentes : « Dans une région biogéographique déterminée, des eaux courantes de même importance quant à la largeur et à la profondeur, et possédant des pentes comparables, ont des caractères biologiques et spécialement des populations piscicoles analogues » (HUET, 1949). Ensuite, après avoir comparé les pentes de quelques zones connues de rivières européennes, il propose pour « les eaux courantes de l'Europe occidentale tempérée » un graphique permettant de déterminer les zones piscicoles à partir de la largeur et de la pente (Fig. 1).

L'intérêt principal de cette méthode réside dans sa simplicité. Son défaut majeur est de ne pas prendre en compte la température. HUET reconnaît qu'il s'agit d'un facteur primordial, mais considère qu'il est lié à la vitesse du courant, et donc à la pente ; cela revient à supposer qu'en « Europe occidentale tempérée », les cours d'eau ayant la même pente ont les mêmes températures. Dans la réalité, le graphique des pentes doit être sensiblement modifié pour s'adapter à des situations locales, comme en Moravie, (Tchécoslovaquie ; HUET *et al.* 1969), et même en France dans des régions du Crétacé supérieur comme en Normandie (ARRIGNON,

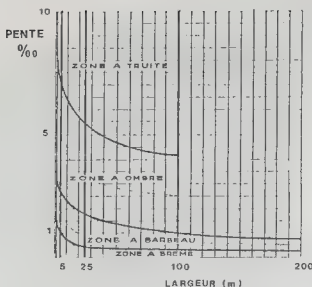


FIG. 1. — Zonation piscicole de HUET (1949)

1972), du fait des régimes thermiques des cours d'eaux concernés. Ainsi la «règle des pentes» ne semble garder sa validité que dans un contexte climatique donné, lorsqu'elle s'applique à des cours d'eau ayant des régimes hydrologiques et des modes d'alimentation comparables. Mais même à l'échelle d'un département français (Département de la Drôme, Préalpes calcaires, latitude 45°) les situations peuvent être assez complexes pour qu'il ne soit pas possible de discriminer des peuplements de poissons en fonction des seules variables pente, largeur et altitude, malgré l'emploi de méthodes mathématiques puissantes (PIALOT, 1984).

II.2. ZONATION DE ILLIES ET BOTOSANEANU (1963)

La théorie de la zonation proposée initialement par ILLIES (1961) et complétée par ILLIES et BOTOSANEANU (1963) constitue, et sans doute pour longtemps encore, la référence en la matière. La revue des travaux qui utilisent, prolongent ou critiquent leur méthode est assez éloquent (BOTOSANEANU, 1979).

Leur système de zonation repose sur une analyse spécifique détaillée des peuplements d'invertébrés benthiques, particulièrement des insectes, réalisée initialement sur la Fulda (Allemagne). L'étude des affinités faunistiques (nombre d'espèces communes) entre différentes stations d'un réseau hydrographique révèle alors qu'il existe des zones abritant des peuplements qualitativement homogènes. Après confrontation entre plusieurs réseaux analysés, les auteurs définissent trois zones «universelles» : le crenon (zone des sources), le rhithron (cours supérieur, rapide) et le potamon (cours inférieur, lent) ; les deux dernières zones sont subdivisées (épi-, méta-, hypo-, rhithron ou potamon) et mises en correspondance avec les zones piscicoles (ILLIES et BOTOSANEANU, 1963, fig. 8). Les caractéristiques à partir desquelles on doit pouvoir établir «l'appartenance d'une eau courante de n'importe quelle région du globe au Rhithron ou au Potamon» sont résumées dans le tableau II.

Reste le problème de placer les limites des différentes subdivisions de ces zones, «... tous les facteurs physiographiques que l'on voudrait prendre comme point d'appui (vitesse du courant, amplitude de la température, aspect des sédiments) se modifiant plus ou moins graduellement le long du réseau lotique». Cependant, les auteurs proposent de chercher les «points nodaux» (limites des zones) au niveau des «confluences principales», l'augmentation brutale de la «masse d'eau véhiculée» devant entraîner des discontinuités dans les facteurs abiotiques (thermiques, chimiques, mécaniques) susceptibles d'induire des changements faunistiques importants.

Énoncée ainsi, la zonation de ILLIES et BOTOSANEANU serait, dans un réseau «typique», strictement équivalente à la classification purement hydrographique par numéro d'ordre, connue sous le nom de «stream order system» (1) (STRAHLER, 1957). Les auteurs font d'ailleurs explicitement référence à un système identique proposé en Europe de l'Est. Selon ce schéma, l'ordre 1 correspond à l'hypocrenon, l'ordre 2 à l'épirhithron, l'ordre 5 à l'épipotamon, etc., chaque zone pouvant se déduire de la simple lecture d'une carte, après un repérage de l'articulation rhithron/potamon. Chaque changement d'ordre devrait correspondre à un changement qualitatif de la biocénose.

Cependant certains auteurs, mettant en avant le caractère «stenotherme d'eau froide» des éléments faunistiques caractéristiques du rhithron et un schéma d'ILLIES (1961) montrant une plus grande extension du Potamon dans les régions tropicales et du Rhithron dans les régions arctiques, considèrent que ce système de zonation est «largement» (HAWKES, 1975), voire «uniquement» (STATZNER et HIGLER, 1986) basé sur la température. Cette interprétation nous paraît excessive, au moins pour la dernière version de la théorie présentée par ILLIES et BOTOSANEANU (1963), même s'il est évident que le facteur thermique y est important (cf. ci-après, § II.5).

Ce système de zonation présenterait un intérêt pratique certain si les zones étaient facilement identifiables. Malheureusement, rares sont les réseaux typiques, fortement dichotomisés, où la classification par numéro d'ordre serait directement applicable. La revue effectuée par BOTOSANEANU (1979) montre clairement que, si de nombreux auteurs reconnaissent la réalité des zones faunistiques, les transitions s'effectuent souvent pour des discontinuités autres que les confluences principales (changement de pente, de substrat, de régime thermique, voire de végétation environnante). Ajoutons que pour les auteurs eux-mêmes, leur schéma ne s'applique pas aux zones arctiques, alpines (au-dessus de 1800 m), stépiques, ni aux très grands fleuves.

Cette théorie constitue en définitive un cadre intéressant pour analyser la répartition des espèces d'invertébrés le long d'un réseau hydrographique, mais son intérêt pratique reste limitée.

II.3. ZONATION DE VERNEAUX

La «biotypologie» de VERNEAUX (1973), peu connue hors des frontières européennes, est cependant largement citée et utilisée en France.

Dans sa première étape, cette démarche rejoint la précédente. Trois ordres d'insectes (*Ephemeroptera*, *Plecoptera*, *Trichoptera*) et les poissons sont inventoriés à l'espèce sur 125 stations du réseau hydrographique du Doubs (France, massif

(1) Un ruisseau sans de source est d'ordre 1. La confluence de 2 ruisseaux d'ordre 1 donne un ordre 2, les changements d'ordre se produisant à chaque confluence de deux cours d'eau d'ordre égal.

TABLEAU II

Caractéristiques des zones Rhitron et Potamon, d'après ILLIES et BOTOSANEANU (1963)

Paramètre discriminant	Rhitron	Potamon
Température :		
- en région tempérée	— amplitude des moyennes mensuelles < 20°C	> 20°C
- en région tropicale	— moyenne mensuelle la plus élevée < 25°C	> 25°C
Vitesse du courant	élevée	faible courant laminaire
Débit	faible	élevé
Substrat	blocs, pierres, graviers, sable fin - limon déposé dans les zones calmes	sable, vase, un peu de graviers - zones profondes avec vase
Ecophysiologie des invertébrés	espèces d'eau froide, courante et bien oxygénée (psychrostenothermes, rheobiontes et polyoxybiontes)	espèces tolérant des températures élevées et des eaux calmes (eurythermes ou thermostenothermes, rheotolérantes)
Familles caractéristiques		
Ephemeroptera	Ecdyonuridae Ephemerellidae Leptophlebiidae	Siphonuridae Potamanthidae Polymitarcidae Caenidae Perlodidae Perlidae
Plecoptera	Capniidae Leuctridae Neumouridae Gripopterygidae Blepharoceridae Simuliidae Podonomidae Psychodidae Elmidae Psephenidae Helodidae Hydraenidae	Chironomidae Culicidae Tabanidae Stratiomyidae Dysticidae Haliplidae
Diptera		
Coleoptera		
Heteroptera	—	Corixidae Notonectidae Leptoceridae Hydroptilidae
Trichoptera	Rhyacophilidae Odontoceridae Glossosomatidae Philopotamidae (except. <i>Chimarra</i>) Hygrobatidae Protzidae	
Hydrachnellae		

du Jura). Les espèces se voient affecter une cotation d'abondance, et les données sont traitées par Analyse Factorielle des Correspondances. Le résultat en est une zonation (« biotypologie » de l'auteur) découpant le réseau en 9 zones successives caractérisées par des groupements statistiques d'espèces ou « biocénotypes ». L'auteur réfute le terme de zonation pour parler de « continuum a node » (?) mais il met lui-même en correspondance ses biocénotypes avec les zones de HUET (1949) et de ILLIES & BOTOSANEANU (1963), reprenant par la suite la terminologie de ces derniers (VERNEAUX, 1981). Dans le bassin du Doubs, il relie également les changements de biocénotypes à des discontinuités écologiques :

confluences, ruptures de pente, changement de substrat, etc.. (VERNEAUX, 1973).

Dans un deuxième temps, l'auteur cherche à élargir son analyse pour proposer un « modèle représentatif de l'écosystème eau courante méditerranéenne » en incluant des données en provenance d'autres rivières : il en ressort une organisation similaire en 10 « niveaux typologiques » successifs, 80 à 89 (VERNEAUX, 1976a), caractérisés par des « groupements socio-écologiques » d'espèces (VERNEAUX, 1976b). Malheureusement, le répertoire des quelques 300 espèces d'insectes qui devraient permettre d'identifier ces groupements

n'est jamais paru, bien qu'il ait été annoncé «sous presse» (VERNEAUX, 1976b). Seule a été publiée la grille permettant de déterminer les biocénotypes à partir des peuplements de Poissons (VERNEAUX, 1977b). Suivant la même démarche, MOUTHON (1981) a défini des groupements correspondants de Mollusques.

Cette approche devient intéressante avec la tentative de caractériser les zones à partir de paramètres abiotiques (VERNEAUX, 1977a). Dans l'analyse factorielle, c'est la distance aux sources qui présente la plus forte contribution au plan F1-F2, suivie par la température. Cela traduit bien la réalité du remplacement des espèces d'insectes de l'amont vers l'aval, et l'importance du facteur thermique dans ce phénomène. L'auteur propose donc une formule intégrant trois facteurs (Tableau III) : la température moyenne maximale du mois le plus chaud, le produit de la distance aux sources par la dureté (la signification biologique de ce produit n'étant pas évidente), et le rapport de la profondeur moyenne au produit de la pente par la largeur ; ce dernier facteur intègre dans une formule également peu justifiée les trois paramètres pris en compte par HUET (§ II.1)

TABLEAU III

Biotypologie de VERNEAUX (1977) — Calcul d'une zone théorique d'après les paramètres abiotiques

$$T1 = 0,55 \quad \Theta Mm - 4,34$$

$$T2 = 1,17 \quad \text{Loge} (do \cdot D \cdot 10^{-2}) + 1,50$$

$$T3 = 1,75 \quad \text{Log}_2 \left(\frac{Sm}{pj^2} \cdot 10^2 \right) + 3,92$$

Niveau typologique théorique :

$$T = 0,45 T1 + 0,30 T2 + 0,25 T3$$

ΘMm = Temp. maximale moyenne du mois le plus chaud (°C)

D = dureté totale (mg/l)

do = distance aux sources (km)

Sm = section mouillée à l'étiage (m²)

p = pente (%)

l = largeur du lit (m)

Dans le calcul de la zone théorique, la température intervient de façon prépondérante, une augmentation de 1,2°C ayant le même effet qu'une réduction de moitié de la pente. Cela n'est pas surprenant pour un modèle calé sur les insectes (cf. § II.5), mais rend problématique son application aux seuls Poissons, surtout dans les zones amont. Ainsi, dans le département de la Drôme déjà cité, soumis à des influences climatiques variées, la discordance entre la zone théorique et le peuplement en place peut atteindre 3 ou 4 niveaux (PERLIN, 1982). Des discordances de même ordre ont été constatées dans d'autres départements français.

Dans les zones aval, les difficultés proviennent des perturbations subies par les cours d'eau étudiés, tous, malheureusement, plus ou moins pollués et aménagés. Ainsi, la majeure partie (54 %) du réseau du Doubs étudié par VERNEAUX était dans un état de pollution «nette à très importante», et partiellement aménagé pour la navigation ; un tiers seulement des stations prospectées présentaient une bonne qualité d'eau (indice biotique ≥ 9) (VERNEAUX, 1973 ; 1980 a). La précaution d'exclure les stations polluées de l'analyse

(VERNEAUX, 1976 a et b) paraît alors illusoire pour les zones aval.

Dans ces conditions, le fait de parler d'«écosystème théorique» conduit à entériner les perturbations dues aux pollutions chroniques et diffuses et aux modifications de l'habitat. Cela explique pour une large part, à notre avis, la correspondance entre «biocénotypes et polluosensibilités» décrite par l'auteur ; l'assertion que «les espèces sont statistiquement d'autant plus sensibles aux pollutions qu'elles appartiennent à des niveaux typologiques plus apicaux» (zones amont) (VERNEAUX, 1980 b) demanderait à être vérifiée sur un réseau réellement non pollué. L'illustration de l'intégration des perturbations dans la typologie est fournie par la zone la plus aval (89), correspondant à «de nombreuses stations polluées du Doubs inférieur» (VERNEAUX, 1973), et définie plus tard comme «partie latérale des grands cours d'eau de plaine (bras morts, noues) ; grands cours d'eau lents et chauds» (VERNEAUX, 1981). Cette zone est censée abriter 17 espèces de Poissons seulement, contre 24 pour la précédente (88).

Cela nous paraît une double erreur ; en premier lieu, il semble aberrant du point de vue géomorphologique et écologique de dissocier les «parties latérales» d'une rivière de son cours principal, alors qu'il s'agit d'un ensemble fonctionnel dont le fractionnement est très souvent artificiel (cf. FITTKAU & REISS, 1983 ; CUMMINS *et al.*, 1984 ; BRAVARD *et al.*, 1986). Deuxièmement, il faut considérer le peuplement originel d'un système ; ainsi la Saône, exemple typique d'un grand cours d'eau lent et chaud, dans son cours aval (zone à Brème), abritant dans la première moitié de ce siècle 30 espèces qui selon VERNEAUX (1977b, 1981) ne descendent pas actuellement dans les zones les plus aval. Cet exemple illustre bien la nécessité de références historiques pour élaborer un modèle applicable aux grands cours d'eau

II.4. LE SYSTÈME DE STATZNER & HIGLER

STATZNER & HIGLER (1986), critiquant le schéma un peu rapide d'ILLIES (1961) déjà cité (§ II.2), considèrent que «les travaux effectués en région tropicale ont montré qu'il était impossible de trouver une relation constante et universellement valable entre les paramètres vitesse du courant, température, et les zonations». Passant en revue une quinzaine d'études où il est possible de relier la zonation des invertébrés benthiques (pente, épaisseur de la couche limite), ils en concluent que l'hydraulique est, à l'échelle du globe, le principal facteur déterminant les zonations, la température jouant seulement «un rôle inférieur». Ils proposent en conséquence le schéma d'un «cours d'eau originel standard» mettant en relation pente, morphologie, et zonation faunistique (Fig. 2).

Toutefois, bien que se réclamant d'une approche «clairement distincte» de celle d'ILLIES & BOTOSANEANU, les auteurs admettent que dans leur schéma, en Europe Centrale, le groupe A peut représenter le crenon, le groupe B le rhithron et le groupe C le potamon. De même alors qu'ils se disent «incapables de distinguer une division du rhithron ou du potamon en trois biocénoses», une lecture attentive de leur schéma montre que la partie qui s'apparente au rhithron pourrait se subdiviser en trois zones faunistiques comprenant respectivement : à l'amont, des espèces des groupes A, B et T1 ; au milieu, uniquement des espèces du groupe B, et à l'aval des espèces des groupes B, C et T2. De même, on peut reconnaître un hypopotamon (groupes C, D et T3), et le groupe C semble se diviser en deux zones quant au nombre d'espèces caractéristiques. Mais à la différence de ce qui est postulé dans le schéma d'ILLIES & BOTOSANEANU, les

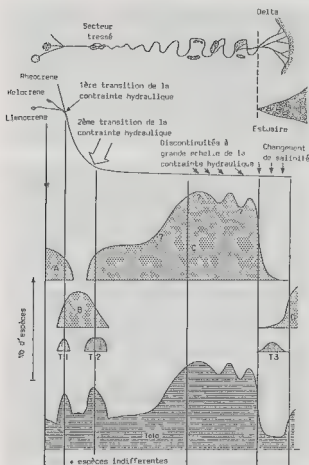


FIG. 2. — Zonation de STATZNER & HIGLER (1986).

Propositions pour un schéma général de zonation faunistique de benthos de rivières originelles (vue aérienne et profil), avec des conditions d'écoulement «standard». Types de sources : rhéocène — coule directement dans un ruisseau ; helocène — se déverse dans une zone marécageuse ; limnocène — se déverse dans un étang. Tous les éléments figurés ne sont pas obligatoirement présents le long d'un cours d'eau. L'exemple choisi montre la distribution des espèces dans une rivière qui commence par une source helocène et se termine par un estuaire. Les espèces de la source (A) et celles du secteur à forte pente (B) se recouvrent au niveau de la première transition de la contrainte hydraulique. Les espèces du groupe B et celles qui peuplent le secteur de plaine (C) se recouvrent au niveau de la 2ème transition de la contrainte hydraulique, où les cours d'eau originels sont fréquemment tressés. La distribution dans les grandes rivières est en grande partie hypothétique, vu le manque de données. Dans la zone saumâtre a lieu un troisième recouvrement entre les espèces du groupe C et la faune marine (D). Dans les trois zones de recouvrement, on trouve quelques espèces caractéristiques de ces secteurs de transitions (T1, T2, T3). Les espèces qui ne caractérisent pas une zone ne sont pas mentionnées. D'après STATZNER et HIGLER (1986), modifié.

limites des zones sont beaucoup plus floues et déterminées uniquement par l'hydraulique. Le système de STATZNER & HIGLER n'est donc pas plus précis que ce dernier, et se voulant tout aussi universel, il se verra objecter un nombre aussi important d'exceptions. Leur schéma de pentes, valable pour des montagnes jeunes, n'est guère plus applicable que le réseau dichotomisé des auteurs précédents.

Toutefois, ce système apporte deux nouveautés importantes : la première est la référence à la morphologie de la rivière, distinguant les secteurs rectilignes, tressés ou sinueux dont l'observation est relativement aisée ; la seconde est la description précise des conditions hydrauliques, réclamant des mesures de la vitesse du courant, de la pente de la ligne d'eau, de la rugosité du substrat et du rayon hydraulique. En ce sens, STATZNER (1987) a parfaitement raison de souligner que, alors que la température est généralement bien décrite, l'hydraulique ne l'est pas.

II.5. LES ZONATIONS : QUE PEUT-ON EN RETENIR ?

Quel est l'intérêt des zonations ? En théorie, l'existence d'un système applicable sur une large échelle impliquerait que l'on retrouve dans des zones homologues, même très éloignées géographiquement, des espèces présentant la même autécologie (les mêmes «formes de vie»). Les connaissances biologiques et les expériences pratiques acquises dans une zone seraient alors transposables ailleurs. Malheureusement, comme le note HAWKES (1975) avec pertinence, «généralement, plus on s'éloigne des cours d'eau, intentionnellement étudiés, plus le système original doit être modifié pour s'appliquer aux conditions locales» ; c'est aussi l'avis de PENNAK (1977). STATZNER et HIGLER (1986) contestent même l'existence au sein du rhithron et du potamon de trois biocénoses qui correspondraient à des «niveaux d'organisation» identiques.

Ainsi, les deux zonations européennes, relativement précises et pratiques (HUET et VERNEAUX), ont déjà bien du mal à s'appliquer à toute l'Europe tempérée ; quant aux systèmes «mondiaux» (ILLIES et BOTOSANEANU, et STATZNER & HIGLER), ils ne constituent qu'un cadre théorique découpant les eaux courantes en trois grandes zones assez lâches (ce qui ne les empêche pas de compter de nombreuses exceptions), et requièrent de toute façon une analyse faunistique détaillée.

Il en ressort cependant des questions fondamentales importantes, à savoir : comment évolue la biocénose le long d'une rivière, et quels sont les facteurs déterminant cette évolution ?

En premier lieu, les «zones» existent-elles ? Certains auteurs observent une évolution graduelle de la faune, mais la plupart des études reconnaissent l'existence de zones dont la composition faunistique est, qualitativement, relativement homogène. Le passage d'une zone à l'autre peut se faire brusquement, en marche d'escalier, ou graduellement par des secteurs de transition pouvant à l'extrême être aussi longs que les zones elles-mêmes (cf. HAWKES, 1975). Ces schémas s'appliquent aux poissons comme aux invertébrés, mais il n'y a pas forcément concordance étroite entre des zones définies à partir de groupes faunistiques différents. La question qui reste ouverte est de savoir si ces zones qualitatives ont une existence «fonctionnelle», c'est-à-dire se comportent comme des écosystèmes, bien évidemment. HAWKES (1975) semble dénier aux zones la qualité «d'entité écologique», parlant de «zonation secondaire surimposée à une transition longitudinale». Mais cette opinion reste purement théorique, car il n'existe à l'heure actuelle aucune étude purement synécologique permettant de confirmer ou d'infirmer l'existence de zones fonctionnelles (cf. ci-après, § III.2).

En ce qui concerne les facteurs déterminant la répartition longitudinale (zonale ou non) de la faune, les quatre systèmes prennent en compte les paramètres morphodynamiques (pente, largeur, débit, substrat, hydraulique, morphologie), mais deux seulement font intervenir la température (ILLIES et BOTOSANEANU, et VERNEAUX). On peut

donc considérer comme certain que les conditions morphodynamiques constituent un facteur essentiel de répartition de la faune, leurs discontinuités pouvant alors délimiter des zones.

Il reste à préciser l'importance relative de la température ; cela n'est pas simple car les facteurs morphodynamiques et thermiques sont physiquement indépendants, mais biologiquement interactifs. En effet, VANNOTE & SWEENEY (1980) ont montré que, si l'amplitude des variations thermiques journalières est liée à la dimension du cours d'eau, la somme totale des températures annuelles est indépendante de ce facteur et ne dépend, semble-t-il, que du climat local (latitude et altitude). Cela implique qu'il est impossible de trouver une relation valable entre la température de l'eau et un paramètre morphodynamique quelconque en dehors d'une zone climatique réduite (même latitude), où la relation débit-altitude-température reste constante. C'est ce qui restreint l'aire d'application d'un système comme celui de VERNEAUX, combinant les deux types de paramètres.

D'un autre côté, la température et les conditions morphodynamiques conditionnent ensemble un paramètre biologique essentiel : la disponibilité en oxygène pour la faune aquatique. Il est bien connu en effet que la solubilité de l'oxygène diminue quand la température augmente, et que la turbulence est un facteur primordial d'oxygénation. Mais la vitesse de diffusion de l'oxygène dans l'eau est 600.000 fois plus faible que dans l'air. Cela signifie que lorsqu'un organisme aquatique peu mobile a épuisé l'oxygène de l'eau qui l'environne, il est tributaire d'un courant qui renouvelle cette eau, car la seule diffusion physique est insuffisante pour sa respiration. Ainsi le débit d'oxygène disponible pour un invertébré dépend de la concentration (donc de la température) et de la vitesse du courant dans son habitat. Cela explique que dans les eaux froides on rencontre facilement une faune dite rhéophile, mais qui est avant tout polyoxybionte (c'est-à-dire requiert beaucoup d'oxygène) dans des faciès calmes, alors que dans les eaux plus chaudes cette faune est limitée aux faciès rapides. Dans le même ordre d'idée, un potamon typique comme la Saône, abrite en réalité pendant les hautes eaux hivernales de nombreux organismes caractéristiques d'un rhithron (WASSON *et al.*, 1984). Ainsi, lorsque ILLIES (1961) décrit une plus grande extension du rhithron dans les régions froides, c'est probablement plus en référence à la répartition de certaines espèces polyoxybiontes que par un choix délibéré d'accorder la prédominance au facteur thermique sur les paramètres morphodynamiques.

La température n'intervient pas seulement dans la disponibilité en oxygène, mais dans toute la physiologie des espèces. Récemment, VANNOTE & SWEENEY (1980) ont proposé un modèle « d'équilibre thermique », applicable à des populations d'insectes aquatiques, suggérant que chaque espèce requiert pour son développement une quantité constante d'énergie thermique correspondant à un « optimum écophysologique ». Cela se traduirait par des biomasses individuelles et une densité numérique maximales dans les populations soumises à des conditions thermiques optimales. Il en résulte une influence directe de la température sur la répartition, aussi bien altitudinale (donc le long d'un réseau) que latitudinale (biogéographique) d'une espèce, puisque son optimum va descendre vers l'aval du réseau à mesure que l'on se déplace vers des latitudes plus élevées. Il existe en effet, au moins aux U.S.A., une relation linéaire entre la somme des degrés-jours et la latitude, pour des cours d'eau de dimension et d'altitude comparables.

Toutefois, si ce modèle paraît bien étayé en ce qui concerne le rôle écophysologique de la température, les données montrant la réalité d'une distribution longitudinale des espèces sous l'influence de ce facteur restent assez rares. Ce phénomène est bien démontré pour les Planaires (cf. HAWKES,

1975), et VAILLANT (1967) considère que les températures extrêmes déterminent la zonation des genres *Wiedemannia* (Diptera, Empididae) et *Rhyacophila* (Trichoptera, Rhyacophilidae). Cependant, le seul critère-présence absence des espèces, généralement employé pour définir les zonations, ne rend compte que partiellement de l'influence de la température, à savoir uniquement pour les limites extrêmes supportées par une espèce. De ce point de vue, le fait que le modèle de VERNEAUX, qui prend en compte l'abondance relative des populations d'insectes, fasse ressortir le facteur thermique comme prépondérant (cf. § II.3), constitue un élément important à l'appui des hypothèses de VANNOTE & SWEENEY.

On peut donc en conclure que la température est un facteur très important de la distribution longitudinale pour un nombre probablement élevé d'espèces d'invertébrés. Ce facteur est donc susceptible de contribuer fortement aux zonations, surtout lorsque les conditions morphodynamiques restent relativement constantes. C'est le cas par exemple sur le versant oriental des Andes tropicales, où les cours d'eau passent très rapidement de 4500 mètres à 1500 mètres d'altitude en conservant une pente très forte, mais en gagnant 10 à 12° de température (obs. pers.). Dans ces conditions, il est évident que la limite du rhithron placée par ILLIES (1961) autour de 2.000 mètres d'altitude en climat tropical, uniquement d'après l'étude de 2 cours d'eau de cette région, est une limite thermique (cf. § II.2). Comme l'ont fait remarquer tous les auteurs ayant travaillé ensuite en région tropicale, cela revient à considérer tous les torrents issus de montagnes d'altitude inférieure à 2.000 m. comme des potamons, ce qui est absurde et en complète contradiction avec le reste de la théorie. D'où vient ce hiatus ? HARRISON et RANKIN (1976) décrivent dans un réseau des Antilles un « pseudo rhithron », qui a toutes les caractéristiques morphodynamiques d'un rhithron, mais une température voisine de 23°C, et surtout, une faune composée d'espèces adaptées aux températures élevées, « mais appartenant aux mêmes familles que celles trouvées par HARRISON (1965), ou par ILLIES (1964) au Pérou, comme montrant une prédilection pour les 'rhithron froids' » (BOTOSANEANU, 1979). Ces observations laissent penser qu'en région tropicale, le rhithron se subdivise en deux zones thermiques (un rhithron « froid » et un rhithron « chaud » ou « pseudorhithron »), mais cette distribution n'apparaît qu'avec une analyse au niveau spécifique. Autrement dit, l'intervention plus ou moins grande du facteur thermique dans les zonations dépend du niveau taxonomique utilisé pour l'étude faunistique. Ce facteur semble prépondérant pour la distribution des espèces, alors que les zones établies en utilisant un niveau taxonomique moins détaillé (famille par ex.) reflèteront principalement les modifications des conditions morphodynamiques.

Cela expliquerait les discordances d'appréciation quant au système d'ILLIES et BOTOSANEANU (cf. § II.2), la théorie se référant aux familles (Tableau 2), alors que les zonations des rivières ont été réalisées avec les espèces. On peut remarquer à ce propos que la température induit généralement, à l'intérieur d'un groupe faunistique, des vicariances entre espèces dont l'écologie est similaire ; de ce fait, une zone caractérisée par une association de familles peut valablement être considérée par une association de familles peut valablement être considérée comme une entité écologique présentant une certaine homogénéité fonctionnelle.

III — LES CLASSIFICATIONS

Une classification n'a pas pour objet de définir une succession de zones, mais de caractériser des segments homogènes de rivières.

III.1. SCHEMAS ET CLASSIFICATIONS NON FAUNISTIQUES

Deux systèmes, utilisant des critères non faunistiques, sont restés jusqu'à présent à l'état de propositions.

Le premier est celui de PENNAK (1971), qui part du principe que l'on ne peut valablement comparer que des segments de cours d'eau, ou mieux des habitats, et que des rivières très éloignées ayant des caractères abiotiques semblables auront généralement des groupes d'espèces «parallèles et écologiquement semblables». Il suggère donc de caractériser un segment de rivière à partir de 13 paramètres : le caractère permanent ou non, la largeur, la vitesse du courant et le substrat ; les températures estivales et hivernales ; la turbidité, la dureté, la concentration totale en éléments organiques et minéraux dissous, et l'oxygène dissous ; enfin la végétation aquatique et rivulaire. Ces paramètres sont exprimés en classes assez larges pour être applicables à l'échelle mondiale, l'intervalle 10 à 20°C représentant par exemple une seule classe de température. Le principe est intéressant, et BOTOSANEANU (1979), «convaincu qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre ce système et celui d'ILLIES et BOIOSANEANU», propose tout simplement de «l'incorporer à la théorie de la zonation verticale pour enrichir sa partie concernant l'utilisation des facteurs abiotiques dans la délimitation et la caractérisation des zones». En pratique, cependant, l'amplitude des classes proposées rend ce système peu utilisable à une échelle régionale. Plus tard, PENNAK (1979) distinguera aux U.S.A. sept catégories de segments de rivières ; quatre sont des biotopes naturels : les ruisseaux de source, les ruisseaux de prairie alpine (au-dessus de la limite des arbres), les cours d'eau montagnards à truite (à forte pente et température inférieure à 15°C) et les cours d'eau de plaine à fonds sableux ; les trois autres sont artificiels ou perturbés : les rivières à fond limono-vaseux (en zone rurale), les secteurs pollués et les canaux d'irrigation. Pour tous les autres cours d'eau, l'auteur conseille d'utiliser son premier système de classification.

Le second système est celui de PERSOONE (1979) dont la démarche, en plus simple et à l'échelon européen, est tout-à-fait parallèle. Dans le but de définir a priori un certain nombre de biotopes (macrohabitats) à échantillonner pour dresser des listes floristiques et faunistiques de référence dans des rivières non polluées, l'auteur retient cinq paramètres : la largeur, la pente, la dureté de l'eau, la structure du substrat et la température. Là aussi les classes pour chaque paramètre sont assez larges, et l'on peut estimer que ce protocole représente le strict minimum en matière de description du biotope.

III.2. TYPOLOGIE FAUNISTIQUE DES RIVIÈRES DE GRANDE BRETAGNE

D'une toute autre envergure est la classification des sites d'eau courante de Grande-Bretagne réalisée par la Freshwater Biological Association (WRIGHT *et al.*, 1984), dans le but de décrire un état de référence faunistique de rivières non (ou peu) polluées. 265 stations, régulièrement échantillonnées le long de 41 rivières réparties sur l'ensemble du pays, ont été

échantillonnées lors de trois saisons (printemps, été, automne). Les invertébrés prélevés généralement dans des radiers selon une technique semi-quantitative, ont été déterminés à l'espèce sur les stades larvaires, cela étant possible en Grande-Bretagne où la faune aquatique est à la fois peu diversifiée et très bien connue. Parallèlement ont été prélevées sur les stations 28 variables relatives à : la distance aux sources, la pente, l'altitude, le débit ; la largeur, la profondeur, la vitesse du courant, la nature et l'hétérogénéité du substrat, la couverture de macrophytes ; la chimie de l'eau (pH, O₂ dissous, NO₂, NO₃, PO₄, Alcalinité). Il y manque la température. Les données ont été traitées par une méthode d'analyse des correspondances, et une méthode de classification hiérarchique qui aboutit à générer un nombre déterminé de groupes de stations (ici 16) à partir des listes faunistiques.

Le résultat est très intéressant dans la mesure où les groupes de stations se répartissent selon 2 axes très distincts ; le premier axe est corrélé avec les variables relatives au substrat (diamètre moyen) et à la composition chimique de l'eau (alcalinité, N et P, Cl⁻), et dans une moindre mesure à la vitesse minimale et à la couverture de macrophytes ; le second axe correspond aux variables distances aux sources, pente, débit, largeur et profondeur. Autrement dit, l'axe 1 discrimine différents types de rivières, quant à leur substrat et à la «fertilité» de l'eau, alors que l'axe 2 exprime une évolution morphologique de l'amont vers l'aval, c'est-à-dire une zonation. La répartition des 130 taxons les plus fréquents (sur 600) est indiquée et les 16 groupes de stations sont brièvement décrits ; il est particulièrement intéressant de noter comment des rivières parfaitement discriminées dans leurs zones amont, sur la base de l'alcalinité par exemple, finissent par se rejoindre dans un même groupe dans leurs zones aval (cf. Rivières Exe, ou Clwyd, et Rother en Blithe). On ne peut que regretter, à ce stade de l'analyse, l'absence des données thermiques, qui auraient pu également constituer un facteur intéressant de discrimination.

Il est surprenant que cette séparation des différents types de rivières n'ait pas du tout été mise en évidence par VERNEAUX (§ II.3), alors que la démarche était somme toute assez semblable à celle-ci. Trois raisons peuvent être invoquées. En premier lieu les stations prospectées par VERNEAUX étaient réparties très différemment ; localisées initialement dans le seul bassin du Doubs, elles correspondaient à un seul type de rivière, et les données rajoutées par la suite étaient sans doute trop éparpillées pour modifier la structure initiale. En second lieu, les méthodes utilisées pour l'analyse des données peuvent mettre en évidence préférentiellement certaines structures ; en particulier, WRIGHT *et al.* précisent qu'ils ont utilisé dans leur analyse des correspondances une pondération des espèces rares proportionnellement à leur fréquence, pour éviter que les échantillons contenant ces espèces n'induisent une distorsion dans l'analyse. Or il semblerait que la forme d'analyse factorielle des correspondances utilisée par VERNEAUX soit au contraire fortement influencée par les espèces rares. Enfin il est probable que le phénomène de zonation soit plus accentué chez les insectes aquatiques, alors que dans la classification britannique c'est tout la faune benthique qui est prise en compte.

Un dernier point important, discuté par FURSE *et al.* (1984) concerne l'influence du niveau taxonomique employé (espèce ou famille) et du nombre d'échantillons saisonniers sur les résultats de la classification. Pour ce qui concerne le niveau taxonomique, les auteurs concluent : «Bien que la classification et la prédiction soient meilleures en utilisant les espèces, l'avantage n'est pas grand». La structure typologique observée reste la même avec les espèces ou avec les familles, parce que «la présence des spécimens dans les échantillons est plus importante que le niveau auquel ils sont identifiés». Même en utilisant une liste limitée, excluant les familles rares, les résultats sont aussi bons, parfois meilleurs.

Quant au nombre de campagnes d'échantillonnage, les auteurs préconisent 3 saisons séparées, tout en reconnaissant là aussi que la perte de précision dans les classifications basées sur une seule saison n'est pas substantielle. Ce travail remarquable représente en définitive le premier exemple d'une réelle typologie de sites d'eaux courantes, basée sur les invertébrés benthiques, et appliquée à l'ensemble d'un pays. Les résultats n'en sont malheureusement pas directement transposables ailleurs, mais la démarche employée est riche d'enseignements.

IV — LE «RIVER CONTINUUM CONCEPT» ET SES PROLONGEMENTS

En créant la notion de «groupe fonctionnel alimentaire», qui combine à la fois le type de nourriture et son mode d'acquisition par les invertébrés, CUMMINS (1973, 1975, 1975) a généralisé une nouvelle approche des communautés benthiques, intégrant ainsi dans l'analyse écologique des systèmes d'eau courante un facteur «trophique» jusque là passablement ignoré. Appuyée par les travaux de MINSHALL, SEDELL, et de nombreux autres auteurs sur les sources de nourriture des invertébrés et la dynamique de la matière organique (références dans CUMMINS & KLUG, 1979), puis complétée par la notion de «continuum» du milieu physique, cette approche a abouti à la formulation du «River Continuum concept» par VANNOTE *et al.* (1980). Très rapidement, cette publication a détrôné ILLIES & BOTOSANEANU (1963) au rang des citations quasi obligatoires, (mais pas toujours justifiées) dans les travaux d'écologie des eaux courantes ; un tel succès justifie un examen approfondi d'abord de la théorie et de ses corollaires, ensuite des données qui la soutiennent.

IV.1. LA THÉORIE

IV.1.1. Postulats fondamentaux

L'idée de base du River Continuum Concept (R.C.C.) consiste à faire le lien entre d'une part «un gradient continu de facteurs physiques», essentiellement conditionnés par la morphologie et l'hydrologie, et d'autre part les «stratégies biologiques» des invertébrés benthiques et la «dynamique» de la matière organique, en termes «d'apport, de transport, de stockage, et de son utilisation par les groupes fonctionnels d'invertébrés» (VANNOTE *et al.*, 1980). Mais ensuite, les auteurs vont beaucoup plus loin en formulant l'hypothèse d'un fonctionnement analogue entre les compartiments physiques et biologiques des systèmes, notamment en matière d'utilisation de l'énergie. Cela aboutit à une série de postulats plus ou moins vérifiables, mais qui ont fortement orienté les récents travaux de recherche.

Au plan théorique, une lecture très minutieuse du R.C.C. a été faite par STATZNER et HIGLER (1985), qui proposent tout simplement d'en exclure les postulats les plus critiquables. Ainsi la transposition biologique de la théorie de l'équilibre dynamique des formes fluviales, qui implique «des ajustements entre une tendance à maximiser l'efficacité de l'utilisation de l'énergie et une tendance opposée vers un taux uniforme d'utilisation de l'énergie» (cinétique) (VANNOTE *et al.*, 1980) n'est-elle pas du tout évidente, pas plus que son corollaire concernant l'entropie. Cette hypothèse d'une analogie entre l'organisation fonctionnelle, dans l'espace et dans le temps, des communautés biologiques, et la manière dont l'énergie cinétique est dissipée par le système physique,

constitue une idée stimulante mais non démontrée jusqu'à présent

Il était également imprudent de nier la réalité de «successions écologiques» dans des systèmes soumis à des événements hydrologiques catastrophiques dont l'intervalle de récurrence dépasse largement le temps nécessaire à l'établissement d'une communauté en équilibre (voir FISHER, 1983, et CUMMINS *et al.*, 1983)

IV.1.2. Diversité et stabilité

L'évolution de la «diversité biotique» est censée présenter un maximum dans les zones moyennes des cours d'eau pour les ordres 3 à 5, en réponse à une plus grande variabilité du milieu physique, illustrée notamment par l'amplitude des fluctuations thermiques journalières (VANNOTE *et al.*, 1980) ; STANFORD & WARD (1983) développent la même idée. Cette assertion appelle les remarques suivantes, dont certaines ont déjà été formulées par WEBSTER *et al.* (1983) et STATZNER & HIGLER (1985), et qui rejoignent celles concernant la zonation de VERNEAUX (§ II.3).

(1) Il n'est pas précisé s'il s'agit d'une diversité spécifique (nombre d'espèces ou d'une diversité écologique) incluant la distribution d'abondance par espèce) alors, que ces deux paramètres peuvent évoluer très différemment.

(2) Les grands cours d'eau (zones aval) sont soit tout significativement aménagés et/ou pollués dans les zones tempérées (CUMMINS, 1975 ; REISS & FITTKAU, 1983), soit très mal connus dans les zones tropicales ; l'opinion de STATZNER et HIGLER (1986), selon laquelle la faune benthique originelle des grands systèmes fluviaux devait être beaucoup plus diversifiée que celle des zones amont, est tout à fait plausible.

(3) La diversité maximale observée est celle de la communauté benthique, et plus spécialement de certains groupes d'Insectes bien connus (Ephemera, Plecoptera, Trichoptera) dont on a vu qu'ils réagissent particulièrement au facteur thermique. L'évolution de la diversité spécifique d'autres groupes est soit différente (cf. MOUTHON, 1981, pour les Mollusques), soit mal connue (Oligochètes, Chironomidae) ; de plus, les communautés planctoniques et nectoniques ne sont pas prises en compte, alors qu'il est évident qu'elles se complexifient dans les zones aval ;

Enfin (4) la variabilité maximale du milieu physique dans les zones moyennes n'est pas évidente. Ainsi STANFORD et WARD (1983), en prenant comme indice de la variabilité du milieu une combinaison très théorique des fluctuations annuelles de la température et du débit, parlent également d'un «maximum d'information» de ces deux variables dans les zones moyennes, mais qui correspondent cette fois aux ordres 5 à 7, et même 7 à 8 si l'on se réfère à leur schéma (*ibid.* p. 269 et fig. 2). La marge des «zones moyennes» est donc assez large ! Bien plus, HORWITZ (1978) constate, à l'inverse des auteurs précédents, une diminution de la variabilité des débits des têtes de bassin aux zones aval (ordres 6 à 7), corrélativement à une augmentation du nombre d'espèces de poissons (ce qui n'implique pas, contrairement à ce que suggère l'auteur, une relation causale).

Suivant la même logique, WARD et STANFORD (1983) appliquent aux eaux courantes l'hypothèse de CONNELL (Intermediate disturbance Hypothesis, 1978) selon laquelle un niveau intermédiaire (optimal) de perturbation (i.e. variabilité du milieu physique entraînerait une diversité spé-

cifique maximale. Ainsi la diversité serait «maximalisée par l'hétérogénéité spatio-temporelle» (WARD et STANFORD, 1983). Cette hypothèse n'est pas nouvelle, puisqu'elle rappelle les principes énoncés au début du siècle par THIENMANN (1918, 1920) (STATZNER & HIGLER, 1986) ; elle reste tout-à-fait vraisemblable, mais à condition de considérer la variabilité des paramètres physico-chimiques en liaison avec celle de l'habitat physique, largement conditionnée par la morphologie. Par exemple, considérer la seule variabilité du débit revient à supposer que toute l'eau coule dans le même chenal ; cela n'est pas valable dans les systèmes originaux anastomosés de certaines grandes vallées fluviales comme le Rhône, le Rhin ou le Danube, qui présentent à l'évidence un fonctionnement spatio-temporel beaucoup plus complexe que des secteurs à méandres (BRAVARD *et al.*, 1986). De plus, il faut considérer l'hétérogénéité de l'espace en fonction de la taille et du mode de vie des organismes. Ainsi, pour les invertébrés benthiques, le substrat est un facteur primordial de l'habitat (voir MINSHALL, 1984) dont la diversité va largement conditionner la faune présente ; mais les poissons, qui utilisent l'ensemble du domaine aquatique, répondent plus à la variabilité des combinaisons de paramètres morphodynamiques au sein du système. Cela pourrait expliquer que la diversité spécifique maximale n'intervienne pas dans les mêmes zones pour ces deux communautés, car il n'y a pas forcément concordance entre l'hétérogénéité maximale des mosaïques de substrat et celle des conditions morphodynamiques. Il semble logique de considérer que la diversité des niches écologiques offertes aux poissons augmente avec les dimensions et la complexité morphologique du système. Ainsi, quel qu'il en soit, il paraît important de relier l'hétérogénéité spatio-temporelle à des types morphologiques et hydrologiques plutôt qu'à un numéro d'ordre.

VANNOTE *et al.* (1980) postulent également que l'augmentation de la diversité de la biocénose constitue une sorte de réponse biologique à la variabilité du système physique, qui contribuerait à «stabiliser» le flux d'énergie, et donc le système tout entier. Cette notion de stabilité est longuement discutée par WEBSTER *et al.* (1983), qui distinguent deux moyens pour un écosystème de maintenir un état stable face à une perturbation : la résistance, qui implique une réponse minimale, et la résilience, qui correspond à un retour rapide à l'état normal (voir aussi STANFORD & WARD, 1983). Dans cette optique, chaque système a sa propre capacité de résistance et de résilience, souvent inversement corrélées ; la résistance est plus liée à un compartiment lent et volumineux comme la matière organique, qui tamponne les variations, alors que la résilience est apportée par un renouvellement rapide des composants du système (par des facultés de recolonisation par exemple). Dans l'esprit du R.C.C., NAIMAN et SEDELL (1979), attribuent plus de résistance aux petits cours d'eau forestiers, encombrés de débris végétaux, et plus de résilience aux grandes rivières. Mais l'importance relative de ces deux facteurs dépend finalement de la morphologie, de l'hydraulique et des apports végétaux dans chaque segment. Par contre, comme le font remarquer WEBSTER *et al.* (1983) il ne semble pas y avoir de lien obligatoire entre stabilité et diversité biotique. Il n'est donc pas évident que la communauté benthique joue le rôle stabilisateur du flux d'énergie que lui attribue le R.C.C. (STATZNER & HIGLER, 1985 ; STATZNER, 1987).

IV.1.3. Correctifs et corollaires

La plupart de ces critiques ont été prises en compte par les auteurs du R.C.C. qui, dans un récent article (MINSHALL *et al.*, 1985), semblent en particulier avoir abandonné l'hypo-

thèse d'une analogie dans les modes de fonctionnement énergétique des compartiments physiques et biologiques du système.

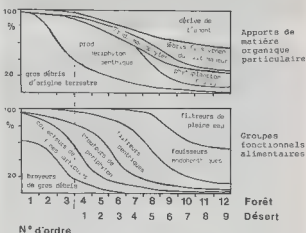


FIG. 3. — Le River Continuum Concept.

Schéma de l'évolution longitudinale des apports en matière organique particulaire et des groupes fonctionnels d'invertébrés dans des cours d'eau en région désertique ou boisée. D'après MINSHALL *et al.*, 1985, modifié

Qu'en reste-t-il donc ? Essentiellement l'idée d'une évolution longitudinale prévisible du fonctionnement trophique qui peut se résumer ainsi (Fig. 3) :

Dans les cours d'eau, il y a essentiellement 2 sources de matière organique, et donc de nourriture pour les invertébrés : les apports alloctones (débris végétaux) et la production primaire endogène (macrophytes et microphytes). Dans les têtes de bassin en zone forestière, les gros débris végétaux sont la principale source de nourriture, utilisée par les déchiqueteurs ou broyeurs (shredders) qui les fragmentent en fines particules (< 1 mm) utilisées à leur tour par les collecteurs : une partie de ces fines particules est exportée vers les zones aval où l'on voit apparaître des organismes filtreurs. A mesure que le cours d'eau s'élargit, l'importance relative des apports alloctones rivulaires diminue, pour faire place à une production de microphytes exploitée par des brouteurs (grazers). La proportion de fines particules augmente, et le cours d'eau tend à devenir autotrophe ($P/R > 1$). Plus à l'aval, dans les grands cours d'eau, les fines particules provenant de l'amont, transportées et déposées, constituent avec le phytoplancton la principale source de nourriture des filtreurs benthiques ou planctoniques et des organismes endobenthiques. Du fait de la turbidité, le système redevient hétérotrophe. Si le cours d'eau débute dans une zone non boisée, la première étape fait défaut et le système est d'emblée autotrophe. Toutefois, les conditions régionales et locales, comme le climat, la géologie, les affluents, la lithologie, la géomorphologie ou des influences humaines peuvent modifier ce schéma.

Ainsi énoncé, le R.C.C. se veut une «abstraction», «un standard pour des systèmes lotiques naturels non perturbés, auquel on puisse comparer les cours d'eau existants» (MINSHALL *et al.*, 1985). A ce schéma général se rattachent certains corollaires qui viennent compléter des points précis.

Ainsi, le «Nutrient Spiraling concept» (voir NEWBOLD *et al.*, 1981 ; ELWOOD *et al.*, 1983) s'intéresse à la vitesse de recyclage et de déplacement vers l'aval de la matière organi-

que et des éléments nutritifs. Cette vitesse dépend d'une part des capacités respectives de transport (fonction du courant) et de rétention (fonction de la rugosité) du cours d'eau, et d'autre part, mais dans une moindre mesure, de l'activité biologique. En théorie, plus cette vitesse est faible, plus les éléments peuvent être recyclés dans un segment de rivière, et donc plus la productivité peut augmenter.

La dimension temporelle est également incluse dans le R.C.C., qui suggère que «l'organisation des communautés de macroinvertébrés lotiques peut être expliquée par l'état moyen des paramètres de l'environnement et leur degré de variabilité temporelle et d'hétérogénéité spatiale» (MINS-HALL *et al.*, 1985). La notion «d'état moyen» reprend l'idée initiale du R.C.C. d'une analogie entre l'équilibre dynamique du lit autour d'une forme moyenne, et la structuration de la communauté benthique en fonction de cet état le plus probable (VANNOTE *et al.* 1980). Mais dans le même temps est introduite la variabilité spatio-temporelle du système, sous une formulation qui rappelle fortement les idées de WARD et STANFORD (1983), pourtant non cités (cf. ci-dessus «Intermediate Disturbance Hypothesis»). Il paraît effectivement très important, pour comprendre la structure d'une communauté, d'englober dans une même analyse du milieu à la fois le niveau moyen des paramètres et les valeurs extrêmes qui ont une forte probabilité d'être atteintes au cours d'un intervalle de temps inférieur à la durée de vie moyenne des organismes. Il est probable en effet que si ces valeurs extrêmes dépassent régulièrement un seuil critique, voir léthal pour certains organismes, elles modifieront sensiblement la structure que l'on pourrait attendre en fonction de l'état le plus probable. Ce point n'a pas été jusqu'à présent clairement explicité dans le cadre du R.C.C. Mais comme le fait remarquer STATZNER (1987) en prenant comme exemple une crue dans un système fluvial, un même événement catastrophique aura, après une période donnée, des conséquences très variables selon la nature et la longévité des organismes, et leur localisation dans des sous-éléments du système (chenal principal, berges, bras annexes, etc...) plus ou moins affectés par cet événement.

Enfin, un correctif important a été apporté par certains auteurs du R.C.C. en mettant l'accent sur l'importance de la végétation riveraine dans la structuration morphologique de rivières («Riparian Control», CUMMINS *et al.*, 1984). En effet, cette végétation était vue dans l'optique du R.C.C. essentiellement comme une source de débris végétaux, et son rôle dans les budgets de matière organique est déjà bien documenté (CUMMINS *et al.*, 1983). De même, les relations entre la nature des espèces végétales riveraines et la dynamique de décomposition a fait l'objet de nombreux travaux (revues de ANDERSON *et al.*, 1978 ; ANDERSON & SEDELL, 1979). Par contre la dynamique des apports est encore peu connue (CONNERS & NAIMAN, 1984) et le rôle de la végétation riveraine dans la rugosité du chenal n'a fait l'objet que de quelques travaux principalement dans des petits cours d'eau (BILBY & LIKENS, 1980 ; BILBY, 1981 ; SPEAKER *et al.*, 1984). Mais l'importance de la ripisylvie en tant qu'élément de structuration morphologique est restée à peu près méconnue, surtout dans les grandes rivières, l'étude de la dynamique de colonisation végétale dans le lit du haut Rhône Français constituant une exception notable (PAUTOU & BRAVARD, 1982 ; BRAVARD *et al.*, 1986). Les publications récentes de SEDELL & FROGGART (1984), et TRISKA (1984) ont remarquablement visualisé les conséquences du simple enlèvement des gros embâcles sur l'évolution de systèmes anastomosés. Tout cela a amené CUMMINS *et al.* (1984) à considérer que les caractéristiques des formations végétales riveraines constituent «le plus important facteur d'organisation» des communautés aquatiques. La généralisation de cette hiérarchie de facteurs est sans doute prématurée, mais il est évident que par son influence

sur la morphologie du lit, dont dépend l'habitat, sur la rugosité du chenal, qui conditionne la capacité de rétention, et sur la nature et la quantité des apports de matière organique, la végétation riveraine constitue un facteur clé du fonctionnement d'un écosystème d'eau courante.

IV.2. LES DONNÉES

IV.2.1. Données du R.C.C.

L'essentiel des données qui sous-tendent le River Continuum Concept provient d'une étude effectuée en 1976 sur quatre réseaux situés dans quatre biomes différents des États-Unis, deux dans les forêts de feuillus de l'est (Pennsylvanie et Michigan) et deux dans les forêts de conifères de l'ouest (Idaho et Oregon) (MINSHALL *et al.*, 1983 ; CUSHING *et al.*, 1983). Dans chaque réseau, 4 stations représentatives de segments successifs depuis les têtes de bassin (ordre 1 à 2, largeur 0,6 à 1,5 m pour les stations N°1) jusqu'aux zones moyennes (ordre 5 à 7, largeur de 17 à 47 m pour les stations N°4) ont été suivies pendant quatre saisons, avec des méthodes identiques permettant d'obtenir des données quantitatives sur les paramètres suivants :

- Climat du bassin versant et régime hydrologique.
- Numéro d'ordre, débit, topographie et morphologie de chaque station, incluant la nécessité des gros débris végétaux et le pourcentage des zones d'érosion et de dépôt.
- Physico-chimie de l'eau (température, conductivité, alcalinité, N et P totaux).
- Matière organique (M.O.) transportée et déposée, par classe de taille des particules (grosses > 1 mm ; fines = entre 1 mm et 50 microns ; ultrafines < 50 microns).
- Chlorophylle a benthique et métabolisme benthique mesuré par échange d'O₂ *in situ*.
- Vitesse de décomposition des feuilles mortes.
- Peuplement d'invertébrés (densité et groupes fonctionnels) pour 2 saisons.

Les mesures concernant la M.O. benthique, le métabolisme et les invertébrés sont effectuées dans les 2 types d'habitat (érodé-déposé) est pondérées en fonction de la superficie relative de chacun.

Il faut d'emblée signaler la validité et le très grand intérêt de ces données, recueillies de manière standardisée sur des sites très distants, et portant sur une large gamme de paramètres ; on peut toutefois regretter, pour un travail de cette ampleur, la faiblesse de l'information concernant les invertébrés (2 saisons et pas de biomasses) et l'absence totale de données sur l'hydraulique et les poissons).

Une première remarque s'impose concernant la notion même de «continuum». Les auteurs du R.C.C. affirment que «les cours d'eau doivent être vus comme des gradients, ou continua, et les systèmes de classification qui séparent des zones distinctes ont peu de valeur «écologique» (CUSHING *et al.*, 1983, repris par MINSHALL *et al.*, 1985). Or, comment peut-on démontrer l'existence d'un continuum (ou réfuter la réalité d'une zonation) avec une seule station d'étude par numéro d'ordre, chaque ordre pouvant théoriquement constituer une zone ? (cf. § II.2). Il est facile de confondre un escalier avec un toboggan si l'on ne prend qu'un point de mesure par marche ! Le «continuum» reste donc purement théorique, alors que les données supportant l'existence de zones plus ou moins homogènes sont nom-

breuses. S'il est vrai que cette notion de continuum met l'accent sur l'importance des apports de l'amont (notamment organiques) dans le fonctionnement des zones aval, aucun des auteurs de zonation n'a jamais présenté ses zones comme des «segments isolés», contrairement à ce que suggèrent encore CUSHING *et al.* (1983).

IV.2.2. Analyse par paramètre

Plus fondamentalement, les hypothèses du R.C.C. sont-elles vérifiées par les faits ? Les auteurs affirment que oui ; la réalité est plus mitigée. Ainsi, prenons d'abord les données traitées paramètre par paramètre, avec des analyses de vicariance pour rechercher l'influence des facteurs relatifs au site (biome), à la position le long du réseau (N° de station) et à la saison (MINSHALL *et al.*, 1983).

Pour la matière organique benthique, on constate que «les facteurs géomorphologiques locaux qui déterminent le dépôt dans le cours d'eau sont plus importants pour expliquer la variance du stock de détritus que la taille (N° d'ordre ou la saison)». De même, alors que le rapport fines particules/grosses particules est censé croître vers l'aval, ce phénomène n'est sensible que pour 2 sites sur 4 (NAIMAN & SEDELL, 1979) ; seule la décroissance du stock de grosses particules suit relativement bien les prévisions.

Pour la matière organique transportée, le rapport des fines sur les grosses particules devrait également croître, mais cela n'est évident que sur un seul site. Les différences entre sites (biomes) semblent expliquer l'essentiel de la variance sur le transport des grosses et fines particules, tandis que les ultra-fines, qui représentent 86 % du total de la matière organique transportée, varient indépendamment des facteurs étudiés (biome, station, ou saison).

Pour la Chlorophylle benthique, le stock est supposé croître vers l'aval, mais cela ne se vérifie que sur 2 réseaux, le troisième (Idaho) présentant une tendance inverse ; dans le dernier site (Pennsylvanie) les teneurs restent basses et constantes, ce qui serait dû à des crues d'orages fréquentes qui nettoient régulièrement le lit (BOTT *et al.*, 1985).

Le métabolisme global est supposé glisser de l'hétérotrophie vers l'autotrophie dans les zones moyennes des rivières. Ce schéma est grossièrement vérifié dans la mesure où les stations N°1 sont toujours hétérotrophes (15 fois sur 16 mesures stations X saison) et les stations N°4 généralement autotrophes (13 fois sur 16). Cependant la variabilité des résultats interdit pratiquement toute prévision sur le statut trophique des stations intermédiaires. Les auteurs concluent que «si la tendance amont-aval est souvent évidente, il apparaît que de multiples influences locales se combinent pour réguler l'activité de la communauté» (MINSHALL *et al.*, 1983). BOTT *et al.* (1985) précisent que «la seule taille du cours d'eau ne suffit pas pour classer le statut métabolique sur un bilan annuel, le passage de l'hétérotrophie à l'autotrophie intervenant pour des stations différentes dans chaque site».

La vitesse de décomposition de feuilles mortes devrait être rapide et relativement uniforme dans les têtes de bassin, et diminuer vers l'aval. En réalité, là encore la variance entre biomes est la plus forte que la variance entre stations d'un même biome. Dans chaque bassin, la décomposition la plus rapide a lieu dans la station 1, mais «certains cours d'eau d'ordre 3 décomposent les feuilles plus vite que le ruisseau

d'ordre 1 d'un autre biome» (MINSHALL *et al.*, 1983). Cependant, si la vitesse de décomposition est pondérée par la température (en degrés X jour), il apparaît que les têtes de bassins sont les plus efficaces, mais qu'il est toujours impossible de définir aucune tendance à l'aval ou «les conditions locales déterminent l'essentiel du comportement, en fonction semble-t-il des caractéristiques du bassin versant».

Enfin, en ce qui concerne les groupes fonctionnels d'invertébrés, les broyeurs de grosses particules suivent la prédiction du modèle en disparaissant plus ou moins rapidement des zones aval, alors que les collecteurs de fines particules n'augmentent leurs effectifs vers l'aval que dans 5 cas sur 8 (station X saison), et que les brouteurs de périphyton présentent plus des variations saisonnières d'abondance qu'une évolution amont/aval. Seul le site de l'Oregon semble suivre à peu près l'évolution prévue (HAWKINS & SEDELL, 1981). Mais, comme le remarque MINSHALL *et al.* (1982), ces mauvais résultats proviennent aussi d'un échantillonnage restreint et du fait que «l'abondance numérique est un faible indicateur de la dynamique trophique». Ce dernier point est également souligné par O'HOF *et al.* (1984).

Une évaluation des capacités de rétention de la matière organique des différentes stations conduit les auteurs à la conclusion suivante : «Alors que les têtes de cours d'eau ont une capacité de rétention supérieure à celles des zones aval, chaque bassin a sa propre relation entre la géomorphologie du cours d'eau et la rétention» (MINSHALL *et al.*, 1983) ; la végétation rivulaire, caractéristique de chaque bassin, est l'un des facteurs importants pour ce phénomène. Il en résulte des vitesses de déplacement vers l'aval différentes (cf. § IV.1.3. «spiraling»), et là encore difficilement prévisibles dans les zones moyennes sur la seule base du N° d'ordre. La nature de la végétation intervient aussi dans la vitesse du recyclage biologique de la M.O., puisque pour les sites en forêt feuillue ce recyclage est considéré comme «rapide», alors qu'en forêt de conifères le processus est «lent».

IV.2.3. Analyse globale

L'analyse multivariée des mêmes données effectuée par CUSHING *et al.* (1983) vient confirmer les observations précédentes en faisant ressortir une très bonne corrélation entre une forte pente (zone amont), la présence de broyeurs, une prédominance de grosses particules déposées (faible rapport P/R). Mais plus intéressante est la manière dont s'ordonnent les 16 stations analysées ensemble sur la base des paramètres biologiques (Fig. 4). Effectivement, dans chaque biome, les stations sont classées dans l'ordre de leur position relative (1, 2, 3, 4), et cela supporte l'hypothèse du R.C.C. d'une évolution longitudinale prévisible du fonctionnement biologique. Mais il est remarquable de voir comment les stations d'Oregon et de Pennsylvanie forment deux ensembles non imbriqués, et complètement distincts de celui formé par les stations aval du Michigan et de l'Idaho. Dans ces deux derniers sites, seules les têtes de bassins s'individualisent, l'évolution longitudinale semblant ensuite peu marquée. Cela pourrait s'interpréter de la manière suivante : on observe en fait, sur la base des paramètres biologiques choisis, trois modes de fonctionnement distincts pour les quatre réseaux ; et pour prévoir ce fonctionnement, l'appartenance d'une station à un biome est plus importante que sa position dans le réseau, à l'exception des zones les plus en amont.

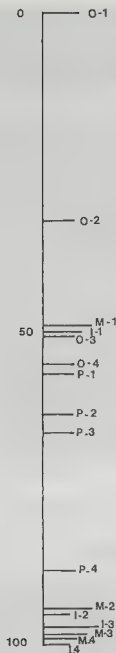


FIG. 4 — Données du R.C.C.

Ordination des sites étudiés en fonction des variations biologiques.

I = Idaho ; M = Michigan ; O = Oregon ; P = Pennsylvanie.

1 à 4 = stations de l'amont vers l'aval.
D'après CUSHING *et al.*, 1983, modifié.

IV.2.4. Synthèse

Aussi les conclusions (partielles) que l'on pourrait tirer d'une lecture de ces données non exclusivement orientée vers la justification d'une théorie sont les suivantes :

Les petits ruisseaux (largeur < 2 m) en zone forestière tempérée semblent avoir un fonctionnement assez constant, nettement hétérotrophe, caractérisé par une forte rétention des grosses particules de matière organique qui sont utilisées (traitées) par des invertébrés broyeurs. Plus à l'aval, (largeur de 3 à 50 m) il y a une évolution longitudinale plus ou moins marquée vers un fonctionnement plus proche de l'autotrophie et une réduction du stock de gros débris végétaux et corrélativement, de broyeurs. Mais les facteurs régionaux (caractéristiques écologiques du bassin versant) et locaux (morphologie de la vallée et du lit, conditions morphodynamiques, environnement végétal semblent plus important pour prévoir et expliquer le fonctionnement biologique d'une station que la position de cette station dans le réseau, illustrée par son N° d'ordre.

IV.3. PROLONGEMENTS ET CRITIQUES

Les études publiées récemment par d'autres chercheurs ne permettent pas d'affiner sensiblement ces conclusions. Le R.C.C. a été fortement contesté en Nouvelle-Zélande, où le fonctionnement des cours d'eau semble déterminé essentiellement par des facteurs physiques (WINTER BOURN *et al.*, 1981 ; COWIE, 1985). En Australie, les broyeurs ne suivent pas l'évolution rencontrée aux U.S.A., ce qui pourrait être dû à la vitesse de décomposition très lente des feuilles d'Eucalyptus (MARCHANT *et al.*, 1985) ; BUN (1986) fait la même constatation, mais un échantillonnage limité aux zones de raders réduit la validité de ses données. La même remarque vaut pour DUDGEON (1983, 1984) qui rapporte aussi une faible représentation des broyeurs à l'amont d'une rivière de Hong-Kong.

Peu de travaux comportent des mesures de biomasses d'invertébrés. MILLER (1984) a étudié des ruisseaux forestiers d'ordre 1 et 2 où la biomasse est dominée par des écrevisses et des gastéropodes, les broyeurs ne représentent qu'une très faible proportion du peuplement d'invertébrés ; mais là encore, seuls les raders ont été prospectés. Cependant, la revue effectuée par cet auteur des études portant sur la biomasse par groupes fonctionnels dans des cours d'eau forestiers tempérés montre clairement que les broyeurs ne sont jamais les organismes dominants, et qu'ils sont même fréquemment dépassés par les brouteurs. Aucune des études ci-dessus, pas plus que celle de ROSILLON (1986) comportant également des mesures des biomasses, n'a mis en évidence une relation étroite entre les fluctuations saisonnières des sources de matière organique et celles des groupes fonctionnels correspondants, aboutissant à la «maximalisation de la consommation d'énergie» postulée initialement par le R.C.C. et fortement contestée par la suite (cf. §I V.1.1.).

IV.4. QUE RETENIR DU RIVER CONTINUUM CONCEPT ?

Bien que tous les postulats et les hypothèses du R.C.C. soient loin d'être vérifiés par les faits, toutes les données confirment l'importance des relations trophiques dans la structuration fonctionnelle de la communauté d'invertébrés, même si ce facteur n'est pas toujours prépondérant, et si

l'affectation des unités taxonomiques à tel ou tel groupe fonctionnel pose parfois des problèmes.

Il faut certainement voir là l'apport principal du R.C.C. à l'écologie des eaux courantes. A l'inverse, la faiblesse majeure de cette théorie est de vouloir relier, à l'échelle du globe, le fonctionnement de l'écosystème eau courante à la seule position relative dans le réseau du segment étudié. En effet le numéro d'ordre ne constitue «en aucun cas une description significative de l'environnement physique» (GREGORY & WALLING, 1973, cités par STATZNER et HIGLER, 1985), et encore moins de l'environnement végétal. Cela aboutit à présenter pratiquement chaque situation réelle comme une déviation par rapport au schéma général, imposée par les conditions régionales et locales (MINSHALL *et al.*, 1985). Ajoutons que le R.C.C. ne prédit nullement l'évolution quantitative absolue des paramètres biologiques (stock, biomasse, production) mais seulement leur évolution relative (Fig. 3), et que les Poissons, «dont l'importance dans le métabolisme de la communauté est négligeable» (selon CUMMINS *et al.*, 1984) sont totalement ignorés. Pour toutes ces raisons, l'applicabilité pratique du River continuum Concept reste très restreinte à l'heure actuelle.

V — CLASSIFICATION DES BASSINS VERSANTS

L'idée d'utiliser les caractéristiques du bassin versant comme élément de base pour la classification des cours d'eau a été suggérée par quelques pionniers (§ I), puis presque complètement oubliée. Toutefois, ROSS (1963) a fait remarquer que la distribution géographique de bon nombre de genres ou d'espèces de Trichoptères d'Amérique du Nord était étroitement liée à un type de biome (forêt décidue, forêt montagnarde de conifères, taiga, ou désert). L'auteur pense que «la forêt impose certaines conditions écologiques aux rivières qui en proviennent et la traversent», cette influence étant d'autant plus forte que le cours d'eau est plus petit ; cela impliquerait que la faune des petits cours d'eau soit «confinée de manière plus rigide dans des biomes terrestres distincts» que celle des grandes rivières.

HYNES (1975) pense tout net que «le monde n'est pas classifiable», et que de surcroît une classification n'ouvre pas la voie à une «compréhension écologique» des cours d'eau. Dans une optique très novatrice mettant en avant l'aspect énergétique, il énumère les différents processus par lesquels chaque vallée conditionne le fonctionnement de la rivière qui la draine. Ainsi la roche mère, les sols et la végétation déterminent ou influencent, par un jeu d'interactions extrêmement complexe, le régime hydrologique, la physico-chimie de l'eau, la nature et la quantité des apports organiques, et en définitive tous les processus énergétiques dans la rivière elle-même. HYNES conclut : «la vallée gouverne le cours d'eau». On peut admettre l'opinion de cet auteur, selon laquelle chaque cours d'eau est «un individu, et donc pas vraiment très facilement classifiable», mais ne pourrait-on alors classer les vallées ?.

C'est ce que suggère LOTSPEICH (1980), qui souhaiterait une gestion des rivières «en harmonie avec les exigences, les caractéristiques et l'équilibre dynamique du système». Partant du principe qu'il vaut mieux classer les causes que les effets, et considérant les cours d'eau comme le «produit intégré du bassin versant», l'auteur propose un schéma hiérarchique à deux niveaux. Les facteurs déterminants, au niveau le plus élevé, («state factors») sont la géologie et le climat ; ces deux facteurs ont été utilisés au U.S.A. pour dresser une carte des «écorégions» (BAILEY, 1977) que LOTSPEICH suggère de prendre comme point de départ

pour la classification de bassins versants. Le climat et la géologie déterminent ensemble la géomorphologie, et les facteurs de niveau inférieur («Transactional factors») que sont le microclimat local, le sol et la végétation. Le cours d'eau lui-même, avec ses différents habitats, constituerait le 3ème niveau d'analyse. On peut signaler à ce propos l'existence en France d'une carte de «régions écologiques» (DUPAS et REY, 1980) basée sur les associations végétales, qui fait ressortir très nettement et de façon hiérarchisée différentes zones correspondant à l'influence des facteurs énumérés par HYNES et LOTSPEICH, dans la mesure où la végétation intègre les facteurs géologiques, climatiques et pédologiques. Une carte de ce type constitue donc une excellente base de classification des bassins versants.

En 1975, HYNES remarquait ironiquement que «l'une des découvertes récentes les plus importantes en hydrobiologie est celle de l'existence des hydrologues, forestiers et pédologues» ; on peut y ajouter les géomorphologues. Et il apparaît maintenant évident que, pour classer ou comprendre les cours d'eau, il est indispensable de commencer par le bassin versant.

CONCLUSION

Au terme de cette revue, volontairement sélective, d'approches très différentes, il est possible de dégager quelques éléments constants susceptibles d'orienter les recherches en vue d'une typologie fonctionnelle des systèmes d'eau courante.

Tout d'abord, une telle typologie est-elle possible, voire souhaitable ? Les auteurs les plus théoriciens voient les cours d'eau comme des «continuum» ou des individus, ce qui signifierait que chaque rivière est unique et que chaque point d'une rivière est différent de celui situé à l'amont ou à l'aval.

Cela n'est pas impossible à un certain niveau d'analyse, mais tous les auteurs praticiens, confrontés à des problèmes de gestion, ont proposé et utilisé des méthodes aboutissant à définir et à classer des segments homogènes de cours d'eau. Cela n'implique nullement de nier une continuité entre ces segments, ni certaines transitions progressives.

Si la température apparaît comme un facteur très important de la distribution zonale des espèces, notamment d'insectes et de salmonides, les paramètres morphodynamiques (morphologie et hydraulique) apparaissent prédominants pour expliquer la structuration longitudinale des peuplements animaux au niveau d'unités taxonomiques regroupant des espèces qui présentent le même mode de vie. Les facteurs trophiques, c'est-à-dire la dimension, la proportion relative et la nature des particules de matière organique, ainsi que la production primaire des microphytes, constituent aussi un élément important pour expliquer l'évolution longitudinale des groupes fonctionnels alimentaires d'invertébrés, qui souvent s'identifient à des groupes taxonomiques.

Ainsi, une certaine zonation longitudinale, sous l'influence des facteurs morphodynamiques, thermiques et trophiques dont la hiérarchisation généralisable, correspond à une réalité observable dans tous les réseaux, à quelques exceptions près (GIBON & STATZNER, 1984). En revanche, tous les schémas très généraux qui se proposent de décrire un écosystème standard à l'échelle de la planète ou d'une région assez vaste sont difficilement applicables aux situations locales, et d'une utilité pratique restreinte.

Parallèlement à cette structuration longitudinale des rivières, il apparaît que les caractéristiques des bassins versants, des vallées et des rives sont susceptibles d'induire des différences importantes entre les communautés benthiques de

divers réseaux. Les variations sont déjà sensibles au niveau quantitatif, par exemple entre des rivières présentant des eaux de dureté différentes (I.2 et III.3) ; mais dans une analyse au niveau fonctionnel, les influences régionales et locales semblent prédominantes pour expliquer la structure de la communauté (§ IV.2.4). Autrement dit, il apparaît que les facteurs dépendant de la géologie, du climat, de la nature des sols et de la végétation dans le bassin versant, ainsi que l'environnement végétal immédiat, conditionnent localement le fonctionnement de l'écosystème eau courante.

On peut donc émettre l'hypothèse que les conditions écologiques régionales, déterminant le régime hydrologique, la morphologie de la rivière, la nature et la quantité des éléments minéraux et organiques, dissous, transportés ou stockés, aboutissent à structurer les systèmes aquatiques en différents types fonctionnels auxquels devraient logiquement correspondre des peuplements qualitativement et/ou quantitativement distincts. Un certain nombre de types de cours d'eau de petite dimension sont d'ailleurs déjà assez généralement reconnus et décrits (§ III.1 et § IV.2.4 ; voir aussi les ruisseaux calcaires ou « chalk streams »).

D'un point de vue pratique, toute gestion implique une certaine classification de l'espace en groupements d'entités écologiques auxquelles vont s'appliquer certaines règles et certaines actions. Mais une bonne classification doit s'appuyer sur des réalités concrètes, mieux que sur des théories. Dès lors, il apparaît évident qu'une typologie dont l'objectif est d'orienter la gestion doit répondre à trois critères préalables :

— Premièrement, elle doit être fonctionnelle, c'est-à-dire différencier des systèmes ayant des fonctionnements écologiques distincts (et pas seulement des espèces discriminantes ceux qui conditionnent directement ce fonctionnement (et non des critères indirects comme la distance aux sources, l'altitude ou un numéro d'ordre).

— Deuxièmement, les entités faisant l'objet de la typologie doivent être des « tronçons homogènes » de cours d'eau, dont la longueur peut varier de quelques centaines de mètres à quelques centaines de kilomètres. Si l'on veut bien considérer que l'homogène ne signifie pas « identique en tout point », il est tout à fait logique de considérer que, dans un bassin versant donné, un tronçon de cours d'eau présentant à la fois des caractéristiques morphodynamiques, physico-chimiques, et une végétation rivulaire relativement constantes au regard des variations observées sur l'ensemble du réseau, constitue une entité fonctionnelle et puisse être appréhendé comme tel. Il n'est par ailleurs nullement exclu qu'un tronçon soit défini comme un secteur de transition entre deux zones plus homogènes.

— Troisièmement, cette typologie doit nécessairement s'appuyer sur une classification des bassins versants, à l'intérieur desquels seront généralement distinguées des zones. Au vu des données du River Continuum Concept (§ IV.2.4), on peut émettre l'hypothèse que, d'un point de vue fonctionnel, l'étendue des variations observées sur les cours d'eau de dimensions moyennes entre différents types de bassins sera supérieure à celle observée entre les zones successives d'un même cours d'eau.

Dans leur étude d'une rivière canadienne, CULP & DAVIES (1982) ont interprété leurs données en intégrant la réalité des zones, la théorie du R.C.C. et l'évidente influence du bassin versant. Ils démontrent ainsi parfaitement l'intérêt d'une démarche, proche de celle proposée ci-dessus, combinant plusieurs théories.

En définitive, ce sont les faits qui définiront la bonne typologie, ce qui implique des données nombreuses et recueillies de manière standardisées. Aussi, à condition de disposer de méthodes permettant de quantifier dans différents systèmes à la fois les peuplements et les paramètres susceptibles d'intervenir comme facteur-clé dans le fonctionnement, une approche pragmatique ayant pour objectif d'identifier et de caractériser des types fonctionnels peut constituer une voie de recherche fructueuse à l'heure actuelle. L'intérêt pratique d'une telle approche serait de fournir, au niveau d'une région, un système de référence pour évaluer les potentialités et les perturbations des cours d'eau présentant des caractéristiques voisines des types décrits. Des travaux sont engagés dans cette optique.

Remerciements

Cet article a été achevé au cours d'un séjour à La Paz (Bolivie), dans le cadre de la Mission ORSTOM que je tiens à remercier pour les facilités qui m'ont été accordées. Ma reconnaissance ira également à Claude DEJOUX qui a patiemment relu le manuscrit, et à Michel BOURNAUD pour ses encouragements actifs. Enfin, je réserve une place à part à mes camarades du laboratoire d'hydroécologie du CEMAGREF et à leur bonne humeur stimulant, et tout spécialement à Yves SOUCHON et Francis TROCHERIE qui par leur collaboration efficace ont largement motivé et facilité ce travail.

Contribution n°38 au programme « Typologie quantitative des eaux courantes ».

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (N.H.) & SEDELL (J.R.), 1979. — Detritus processing by macro-invertebrates in stream ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.*, 24 : 351-377.
- ANDERSON (N.H.), SEDELL (J.R.), ROBERTS (L.M.) & TRISKA (F.J.), 1978. — The role of aquatic invertebrates in processing of wood debris in coniferous forest streams. *Amer. Midland Nat.*, 100 (1) : 64-82.
- ARRIGNON (J.), 1972. — Zonation piscicole de quelques cours d'eau Normands (France). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18 : 1135-1146.
- BAILEY (R.G.), 1977. — Ecoregions descriptions. To accompany the map of ecoregions of the United States, For. Serv., USDA.
- BAKER (D.B.), JACKSON (W.B.) & PRATER (B.L.) eds., 1975. — Proceedings of the Sandusky River basin symposium. Energy Res. & Dev. Admin., Oak Ridge, Tennessee, USA. 475 p.
- BARNES (J.R.) & MINSHALL (G.W.) eds., 1983. — Stream ecology - Application and testing of general ecological theory. Plenum Press publ., 407 p.
- BILBY (R.E.), 1981. — Role of organic debris dams in regulating the export of dissolved and particulate organic matter from a forest watershed. *Ecology*, 62 (5) : 1234-1243.
- BILBY (R.E.) & LIKENS (G.E.), 1980. — Importance of organic debris dams in the structure and function of stream ecosystems. *Ecology*, 61 (5) : 1107-1113.
- BOTOSANEANU (L.), 1979. — Quinze années de recherches sur la zonation des cours d'eau : 1963-1978. Revue commentée de la bibliographie et observations personnelles. *Bydr. tot. Dierkunde*, 19 (1) : 169-134.
- BOTT (T.L.), BROCK (J.T.), DUNN (C.S.), NAIMAN (R.J.), OVINK (R.W.) & PETERSEN (R.C.), 1985. — Benthic community metabolism in four temperate stream systems: an interbiome comparison and evaluation of the river continuum concept. *Hydrobiologia*, 123 : 3-45.

- BRAYARD (J.P.), AMOROS (C.) & PAUTOU (G.), 1986. — Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system. A methodological and predictive approach applied to a section of the Upper Rhône River, France. *Oikos*, 47 : 92-111.
- BUNN (S.E.), 1986. — Spatial and temporal variation in the macroinvertebrate fauna of streams in the northern jarrah forest, Western Australia : a functional organisation. *Freshwat. Biol.*, 16 : 621-632.
- CONNELL (J.H.), 1978. — Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199 : 1302-1310.
- CONNERS (M.E.) & NAIMAN (R.J.), 1984. — Particulate allochthonous inputs : relationships with stream size in an undisturbed watershed. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41 : 1473-1484.
- COWIE (N.), 1985. — An analysis of changes in the invertebrate community along a southern New Zealand montane stream. *Hydrobiologia*, 120 : 35-46.
- CULP (J.M.) & DAVIES (R.W.), 1982. — Analysis of longitudinal zonation and the River Continuum Concept in the Oldman-South Saskatchewan river system. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 1258-1266.
- CUMMINS (K.W.), 1973. — Trophic relations of aquatic insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 18 : 183-206.
- CUMMINS (K.W.), 1974. — Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, 24 : 631-641.
- CUMMINS (K.W.), 1975. — The ecology of running waters : theory and practice. In BAKER *et al.* eds., p. 277-293.
- CUMMINS (K.W.) & KLUG (M.J.), 1979. — Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10 : 147-172.
- CUMMINS (K.W.) & KLUG (M.J.), 1979. — Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10 : 147-172.
- CUMMINS (K.W.), SEDELL (J.R.), SWANSON (F.J.), MINS-HALL (G.W.), FISHER (S.G.), CUSHING (C.E.), PETERSEN (R.C.) & VANNOTE (R.L.), 1983. — Organic matter budgets for stream ecosystems : problems in their evaluation. In BARNES & MINSHALL Eds. p. 299-353.
- CUMMINS (K.W.), MINSHALL (G.W.), SEDELL (J.R.), CUSHING (C.E.) & PETERSEN (R.C.), 1984. — Stream ecosystem theory. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1818-1127.
- CUSHING (C.E.), McINTIRE (C.D.), CUMMINS (K.W.), MINS-HALL (G.W.), PETERSEN (R.C.), SEDELL (J.R.) & VANNOTE (R.L.), 1983. — Relationships among chemical, physical, and biological indices along river continua based on multivariate analysis. *Arch. Hydrobiol.*, 98 (3) : 317-326.
- DUDGEON (D.), 1983. — Seasonal and long-term changes in the hydrology of the Lam Tsuen River, New Territories, Hong Kong, with special reference to benthic macroinvertebrate distribution and abundance. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 69 : 55-129.
- DUDGEON (D.), 1984. — Longitudinal and temporal changes in functional organisation of macroinvertebrate communities in the Lam Tsuen River, Hong-Kong. *Hydrobiologia*, 111 : 207-217.
- DUPIAS (G.) & REY (P.), 1980. — Carte des régions écologiques de la France. Service de la carte de la végétation, C.N.R.S., carte au 1/100.000ème + annexes 39 p.
- ELWOOD (J.W.), NEWBOLD (J.D.), O'NEILL (R.V.) & VAN WINKLE (W.), 1983. — Resource spiraling : an operational paradigm for analyzing lotic ecosystems. In BARNES & MINS-HALL eds., p. 3-27.
- FISHER (S.G.), 1983. — Succession in streams. In BARNES & MINSHALL eds., p. 7-27.
- FITTKAU (E.J.) & REISS (F.), 1983. — Versuch einer Rekonstruktion der Fauna europäischer Ströme und ihrer Auen. *Arch. Hydrobiol.*, 97 : 1-6.
- FONTAINE (T.D.) & BARTELL (S.M.) Eds., 1983. — Dynamics of lotic ecosystems. *Ann Arbor Science publ.*, 492 p.
- FURSE (M.T.), MOSS (D.), WRIGHT (J.F.) & ARMITAGE (P.D.), 1984. — The influence of seasonal and taxonomic factors on the ordination and classification of running-water sites in Great Britain and on the prediction of their macro-invertebrates communities. *Freshwater Biol.*, 14 : 61-64.
- HARRISON (A.D.) & RANKIN (J.J.), 1976. — Hydrobiological studies of Easter Lesser Antillean Islands II St. Vincent : freshwater fauna ; its distribution, tropical river zonation and biogeography. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 50 : 275-311.
- HAWKES (H.A.), 1975. — River zonation and classification. In Whitton (B.A.) ed., p. 312-374.
- HAWKINS (C.P.) & SEDELL (J.R.), 1981. — Longitudinal and seasonal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams. *Ecology*, 62 (2) : 387-397.
- HORWITZ (R.J.), 1978. — Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecol. Monogr.*, 48 : 307-321.
- HUET (M.), 1949. — Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11 (3-4) : 332-351.
- HUET (M.), LELEK (A.), LIBOSVARSKY (J.) & PENAZ (M.), 1969. — Contribution à l'identification des zones piscicoles de quelques cours d'eau de Moravie (Tchécoslovaquie). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17 : 1103-1111.
- HYNES (H.B.N.), 1975. — The stream and its valley. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1-15.
- ILLIES (J.), 1961. — Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fließgewässer. *Internat. Rev. ges. Hydrobiol.*, 46 : 205-213.
- ILLIES (J.), 1964. — The invertebrate fauna of the Huallaga, a peruvian tributary of the Amazon River, from the sources down to Tingo Maria. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, 15 : 1077-1083.
- ILLIES (J.) & BOTOSANEANU (L.), 1963. — Problème et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 12 : 1-57.
- JAMES (J.) & EIVISON (L.) eds., 1979. — Biological indicators of water quality. John Wiley & Sons publ.
- LEGER (L.), 1909. — Principes de la méthode rationnelle du peuplement des cours d'eau à salmonides. *Trav. Lab. Piscicult. Grenoble*, 1 : 533-568.
- LEGER (L.), 1945. — Economie biologique et productivité de nos rivières à cyprinides. *Bull. Fr. Piscicult.*, 139 : 1-21.
- LEGER (L.), 1948. — Etude sur l'hydrographie et l'économie piscicole du département du Rhône. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscicult. Grenoble* 40ème année : 1-14.
- LOTSPEICH (F.B.), 1980. — Watersheds as the basic ecosystem : this conceptual framework provides a basis for a natural classification system. *Water Resources Bull.*, 16 (4) : 581-586.
- MARCHANT (R.), METZELING (L.), GRAESSER (A.) & SUTTER (P.), 1985. — The organization of macroinvertebrate communities in the major tributaries of the La Trobe River, Victoria, Australia. *Freshwat. Biol.*, 15 : 315-331.
- MILLER (C.), 1985. — Correlates of habitat favourability for benthic macroinvertebrates at five stream sites in an Appalachian Mountain drainage basin, U.S.A. *Freshwater Biol.*, 15 : 709-733.
- MINSHALL (G.W.), 1984. — Aquatic insect-substratum relationships. In RESH & ROSENBERG eds., p. 358-400.
- MINSHALL (G.W.), BROCK (J.T.) & LAPOINT (T.W.), 1982. — Characterization and dynamics of benthic organic matter and invertebrate functional feeding group relationships in the upper Salmon River, Idaho, (USA). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 67 (6) : 793-820.

- MINSHALL (G.W.), PETERSEN (R.C.), CUMMINS (K.W.), BOTT (T.L.), SEDELL (J.R.), CUSHING (C.E.) & VANNOTE (R.L.), 1993. — Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecol. Monogr.*, 52 (11) : 1-25.
- MINSHALL (G.W.), CUMMINS (K.W.), PETERSEN (R.C.), CUSHING (C.E.), BRUNS (D.A.), SEDELL (J.R.) & VANNOTE (R.L.), 1985. — Developments in stream ecosystems theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 : 1045-1055.
- MOUTHOUD (J.), 1981. — Typologie des mollusques des eaux courantes. Organisation biotypologique et groupements socioécologiques. *Annls. Limnol.*, 17 (2) : 143-162.
- NAIMAN (R.J.) & SEDELL (J.R.), 1979. — Benthic organic matter as a function of stream order in Oregon. *Arch. Hydrobiol.*, 87 (4) : 404-422.
- NEWBOLD (J.D.), ELWOOD (J.W.), O'NEILL (R.V.) & VAN WINKLE (W.), 1981. — Measuring nutrient spiralling in streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38 : 860-863.
- O'HOP (J.), WALLACE (J.B.) & HAEFNER (J.D.), 1984. — Production of a stream shredder, *Pelotieria mara* (Plecoptera, Perlodidae) in disturbed and undisturbed hardwood catchments. *Freshwater Biol.*, 14 : 13-21.
- PAUTOU (G.) & BRAVARD (J.P.), 1982. — L'incidence des activités humaines sur la dynamique de l'eau et l'évolution de la végétation dans la vallée du Haut-Rhône français. *Rev. Géogr. Lyon*, 57 (1) : 63-79.
- PENNAK (R.W.), 1971. — Toward a classification of lotic habitats. *Hydrobiologia*, 38 (2) : 321-334.
- PENNAK (R.W.), 1979. — The dilemma of stream classification. — in : classification inventory and analysis of fish and wildlife habitat. Biol. Serv. Prog. U.S. Fish and Wildlife Serv. FWS/OBS-78-76. 604 p.
- PERRIN (J.F.), 1982. — Conditions d'application des directives européennes pour la vie piscicole dans le département de la Drôme. Profils hydrobiologiques et piscicoles des rivières : la Galaure, l'Herbasse, le Jabron, la Véore. Doc. S.R.A.E. Rhône-Alpes, Lyon, 142 p.
- PERSOONE (G.), 1979. — Proposal for a biotypological classification of water courses in the European Communities. In JAMES & EIVISON eds. chap. 7, 32 p.
- PESSON (P.), ed., 1980. — La pollution des eaux continentales. Gauthiers-Villars, Paris.
- PIALOT (D.), 1984. — Analyse statistique des données du peuplement de poissons. p. 86-102, in : (Anonyme) — Schéma de Vocation Piscicole et Halieutique du département de la Drôme. Doc. D.D.A. de la Drôme, 117 p. + annexes.
- RESH (V.M.) & ROSENBERG (D.M.) Eds., 1984. — Ecology of aquatic insects. N.Y.
- RICKER (W.E.), 1934. — An ecological classification of certain Ontario streams. *Publ. Ontario Fish. Res. Lab.* N°49, 114 p., Univ. Toronto Press.
- ROSILLON (D.), 1986. — Évolution saisonnière de la structure fonctionnelle de la communauté benthique d'une rivière salmonicole (le Samson, Belgique). *Sciences de l'eau*, 5 : 75-84.
- ROSS (H.H.), 1963. — Stream communities and terrestrial biomes. *Arch. Hydrobiol.*, 59 (2) : 235-242.
- SEDELL (J.R.) & FROGGATT (J.L.), 1984. — Importance of streamside forest to large rivers : The isolation of the Willamette River, Oregon, U.S.A., from its floodplain by snagging an streamside forest removal. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1828-1834.
- SPEAKER (R.), MOORE (K.) & GREGORY (S.), 1984. — Analysis of the process of retention of organic matter in stream ecosystems. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1835-1841.
- STANFORD (J.A.) & WARD (J.V.), 1983. — Insect species diversity as a function of environmental disturbance in stream systems. In BARNES & MINSHALL Eds., p. 265-278.
- STATZNER (B.) & HIGLER (B.), 1985. — Questions and comments on the River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 : 1038-1044.
- STATZNER (B.) & HIGLER (B.), 1986. — Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biol.*, 16 : 127-139.
- STATZNER (B.), 1987. — Characteristics of lotic ecosystems and consequences for future research directions. *Ecol. Studies*, 61 : 365-390.
- STRAHLER (A.N.), 1957. — Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans. Amer. Geophys. Union*, 38 : 913-920.
- THIENEMANN (A.), 1918. — Lebensgemeinschaft und Lebensraum. *Naturwissenschaftliche Wochenschrift*, N.F., 17 : 281-290, 297-303.
- THIENEMANN (A.), 1920. — Die Grundlagen der Biozönologie und Monards faunistische Prinzipien. *Festschrift für Zachowke*, 4 : 1-14.
- THIENEMANN (A.), 1925. — Die Binnengewässer Mitteleuropas. — *Die Binnengewässer* 1., Stuttgart.
- TRISKA (F.J.), 1984. — Role of wood of debris in modifying channel geomorphology and riparian areas of a large lowland river under pristine conditions : A historical case study. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1876-1892.
- TROCHERIE (F.), 1984. — Evaluation des dommages causés aux populations piscicoles par l'aménagement des ouvrages hydroélectriques. Rapport CEMAGREF, D.Q.E.P.P. Lyon, 18 p.
- VAILLANT (F.), 1967. — Sur le choix des espèces indicatrices pour une zonation des eaux courantes. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 57-58 : 7-15.
- VANNOTE (R.L.) & SWEENEY (B.W.), 1980. — Geographic analysis of thermal equilibria : a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. *Am. Nat.*, 115 : 667-695.
- VANNOTE (R.L.), MINSHALL (G.W.), CUMMINS (K.W.), SEDELL (J.R.) & CUSHING (C.E.), 1980. — The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 130-137.
- VERNEAUX (J.), 1973. — Cours d'eau de Franche-Comté (massif du Jura). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs - Essai de biotypologie. Thèse. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, 3 (9) : 1-260.
- VERNEAUX (J.), 1976a. — Biotypologie de l'écosystème «eau courante». La structure biotypologique. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D*, 283 : 1663-1666.
- VERNEAUX (J.), 1976 b. — Biotypologie de l'écosystème «eau courante». Les groupements socio-écologiques. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D*, 283 : 1791-1793.
- VERNEAUX (J.), 1977a. — Biotypologie de l'écosystème «eau courante». Détermination approchée de l'appartenance typologique. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D*, 284 : 77-79.
- VERNEAUX (J.), 1977b. — Biotypologie de l'écosystème «eau courante». Détermination approchée de l'appartenance typologique d'un peuplement ichtyologique. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D*, 284 : 675-678.
- VERNEAUX (J.), 1980a. — Fondements biologiques et écologiques de l'étude de la qualité des eaux continentales - Principales méthodes biologiques. In PESSON ed., p. 289-345.
- VERNEAUX (J.), 1980 b. — Application de la méthode des indices biotiques à l'échelle d'un réseau hydrographique : cartographie de la qualité biologique des eaux. In PESSON Ed., p. 281-288.
- VERNEAUX (J.), 1981. — Les poissons et la qualité des cours d'eau. *Ann. Sc. Univ. Besançon, 4ème série*, (2) : 33-41.
- VIBERT (R.), 1948. — Dommages piscicoles des usines hydrauliques. Evaluation et limitation. *Bull. Fr. Piscicult.*, 148 : 159-167.

- WARD (J.V.) & STANFORD (J.A.), 1983. — The intermediate disturbance hypothesis : an explanation of biotic diversity patterns in lotic ecosystems. *In* FONTAINE & BARTELL Eds., p. 347-356.
- WASSON (J.G.), ALLARDI (J.), BARBE (J.), COSTE (M.), LAFONT (M.), MOUTHON (J.), PHILIPPE (M.) & ROFES (G.), 1984. — Étude écologique de la Saône entre Auxonne et Tournus. - État de référence. Rapport CEMAGREF, D.Q.E.P.P Lyon, 158 p.
- WEBSTER (J.R.), GURTZ (M.E.), HAINS (J.J.), MEYER (J.L.), SWANK (W.T.), WAIDE (J.B.) & WALLACE (J.B.), 1983. — Stability of stream ecosystems. *in* BARNES & MINSHALL Eds., p. 355-395.
- WHITTON (B.A.) ed., 1975. — River ecology Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- WINTERBOURN (M.J.), ROUNICK (J.S.) & COWIE (B.), 1981. — Are New Zealand stream ecosystems really different ? *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.*, 15 : 321-328
- WRIGHT (J.F.), MOSS (D.), ARMITAGE (P.D.) & FURSE (M.T.), 1984. — A preliminary classification of running-water sites in Great Britain based on macro-invertebrate species and the prediction of community type using environmental data. *Freshwater. Biol.*, 14 : 221-256

BIOACCUMULATION ET NOCIVITÉ RELATIVES DE QUELQUES POLLUANTS MÉTALLIQUES À L'ÉGARD DES ESPÈCES MARINES*

par Claude AMIARD-TRIQUET

URA 1356, Ecotoxicologie des milieux aquatiques, C.N.R.S., Faculté de Pharmacie, Université de Nantes,
1 rue Gaston Veil — 44035 NANTES Cedex, France

MOTS-CLÉS : Polluants métalliques — Environnement marin — Chaîne alimentaire — Régulation — Toxicité sub-léthale.

KEY-WORDS : Metallic pollutants — Marine environment — Food chain — Regulation — Sublethal toxicity

RÉSUMÉ (Synthèse bibliographique)

Nous avons examiné les données de la littérature concernant les polluants reconnus comme prioritaires par la CEE (mercure, cadmium, arsenic, étain et leurs composés) ainsi que deux oligoéléments indispensables à la vie, le cuivre et le zinc. Les points pris en considération sont l'existence éventuelle de phénomènes de biomagnification (qui paraissent établis dans le cas du mercure et devraient donner lieu à de futures études dans le cas de l'étain) et de régulation (bien développés à l'égard du cuivre par les Crustacés et à l'égard du zinc dans de très nombreux groupes zoologiques). La revue des données toxicologiques montre que la régulation ne constitue pas un système de défense de l'organisme parfaitement efficace puisque des modifications métaboliques et des effets néfastes sont observés pour des concentrations de cuivre ou de zinc dans l'eau de mer n'induisant que peu ou pas d'augmentations des concentrations dans l'organisme. Dans 130 cas pour le cuivre et 90 pour le zinc, la surcharge expérimentale dans l'eau qui induit un effet néfaste (parfois même léthal) se révèle inférieure à la plus forte concentration enregistrée in situ dans une zone polluée. Les oligo-éléments peuvent donc aussi se comporter en polluants redoutables qu'il est indispensable de ne pas négliger dans les travaux d'écotoxicologie. La marge de sécurité entre les concentrations présentes dans l'environnement et les niveaux révélés toxiques expérimentalement s'avère plus large pour les autres éléments traces.

Dans le cadre de la lutte contre la pollution des eaux, la Commission des Communautés Européennes a établi une liste de polluants prioritaires, choisis principalement en raison de leur persistance, de leur bioaccumulation et de leur toxicité. En ce qui concerne les polluants métalliques, les éléments suivants et leurs composés ont été considérés comme présentant les plus grands risques pour l'environnement aquatique : mercure, cadmium, arsenic et étain (CEE, 1982). Par contre, des produits comme le cuivre et le zinc, pourtant introduits en quantités très importantes dans l'environnement du fait des activités humaines, ne sont pas pris en compte parmi les métaux présentant un risque potentiel majeur. Présents dans l'environnement et dans les êtres

ABSTRACT (Review)

Relative harmfulness of some metallic pollutants with regard to the marine environment

We have examined the literature data about the pollutants which have been recognized as major pollutants by the EEC (mercury, cadmium, arsenic, tin and their compounds) as also two essential trace metals, indispensable to life, copper and zinc. The points which have been taken into account were the potential biomagnification of some metals (which seems established in the case of mercury whereas future research for tin is recommended) and their regulation (which is effective for copper, mainly in Crustaceans, and for zinc in numerous zoological groups). The review of toxicological data indicates that regulation is not a perfect defence system since metabolic changes and deleterious effects have been observed in organisms exposed to external levels of copper or zinc which did not induced or induced only slight disturbances of the internal concentrations. The experimental overload which is responsible of a noxious effect (or even lethal) is often (130 cases with Cu, 90 with Zn) lower than the highest concentrations registered in polluted areas. With increasing doses, even essential elements may turn into dangerous pollutants which must not be neglected in ecotoxicological studies. The safety margin between environmental versus toxic levels seems larger for the other trace elements examined.

vivants à des concentrations relativement élevées, indispensables à la vie à l'état de traces (éléments traces «essentiels»), le cuivre et le zinc ne semblaient pas, *a priori*, poser de problème écotoxicologique ce qui était d'ailleurs en contradiction avec le fait que les propriétés toxiques du cuivre à l'égard des organismes sessiles sont utilisées pour fabriquer des peintures anti-salissures à base de cuivre. Des travaux récents sur l'écotoxicologie de ces métaux essentiels semblent remettre en question la thèse de leur innocuité relative.

Nous ne développerons pas ici une réflexion sur le critère de persistance. En effet, les métaux, substances élémentaires, ont en commun une persistance infinie dans l'environnement. Par contre, leur toxicité peut évoluer au cours du temps en fonction des mécanismes physiques ou des réactions chimiques dans lesquels ils sont impliqués : transfert de la phase

* Recu le 19 octobre 1987, accepté le 5 septembre 1988.

soluble à la phase sédimentaire, plus ou moins marqué selon les caractéristiques du métal et celles du milieu récepteur ; dispersion des polluants à l'état soluble ou particulaire dans les zones de forte courantométrie ; accumulation dans les zones de confinement consécutive à la sédimentation des matières en suspension sur lesquelles sont adsorbés des métaux ; formation ou dégradation de complexes organométalliques conduisant à des produits dont la toxicité est plus forte ou plus faible que celle du produit initial ; remobilisation des métaux liés au sédiment rendant possible leur transfert en retour dans la phase aqueuse. La spéciation chimique des métaux, ses conséquences sur leur répartition entre les différents compartiments de l'environnement et la toxicité relative des différents composés, constituent un domaine de recherche en plein développement sur lequel il est actuellement difficile de faire le point bien que quelques auteurs s'y soient employés (BRYAN, 1984 ; SALOMON et FORSTNER, 1984).

Notre démarche consistera à analyser le critère de bioaccumulation en prenant en compte d'une part le transfert dans les chaînes alimentaires, d'autre part les mécanismes de régulation. Les conséquences écotoxicologiques en seront ensuite déduites.

1 — PROCESSUS DE BIOACCUMULATION

En milieu marin, les êtres vivants sont exposés aux polluants à partir de deux sources principales, l'eau et la nourriture. La première est le principal vecteur de contamination pour les producteurs primaires tandis qu'à l'autre extrémité des chaînes trophiques, l'alimentation est la principale source de métaux des Mammifères et des Oiseaux. Entre ces extrêmes, l'importance relative de la contribution de l'eau et de la nourriture à la contamination de groupes tels qu'Annelides, Mollusques, Crustacés et Poissons, est un sujet très controversé (PENTREATH, 1977 ; FOWLER, 1982 ; LUOMA, 1983). Cette incertitude a conduit à un manque de clarté sur le plan conceptuel, la terminologie employée recouvrant à la fois des différences en ce qui concernent la voie et le niveau de contamination. Étant donné l'objectif de ce travail, nous ne chercherons pas à réviser cette terminologie et nous l'utiliserons selon l'acceptation la plus généralement reconnue. La bioaccumulation est ainsi définie comme l'accumulation d'un polluant dans un organisme résultant soit d'une contamination directe par l'eau (adsorption ou absorption), soit d'une contamination indirecte par voie alimentaire. La biomagnification est une forme particulière de la bioaccumulation, caractérisée par une augmentation de la concentration dans les prédateurs par rapport à leurs proies.

Cherchant à théoriser les relations entre les concentrations métalliques dans le milieu et dans les organismes, BRYAN (1984) considère que les diverses observations réalisées *in situ* ou au laboratoire peuvent être rapprochées de trois types majeurs :

a) L'organisme excrète le métal à un taux proportionnel à la quantité présente dans son corps. Si l'accumulation à partir du milieu s'accroît, la concentration dans l'organisme augmente, jusqu'à ce que l'accumulation s'équilibre avec l'excrétion. Dans ce cas, la concentration dans l'organisme est approximativement proportionnelle à la concentration de métal présent dans l'environnement sous une forme biodisponible.

b) L'organisme a un pouvoir d'excrétion limité et tend à stocker le métal dans ses tissus sous une forme non-toxique. Dans ce cas, la concentration dans l'organisme dépend

encore de la quantité de métal disponible dans l'environnement mais la concentration interne tend à augmenter avec l'âge et l'état d'équilibre n'est jamais atteint.

c) En réponse à une absorption accrue, l'organisme augmente son taux d'excrétion et, en conséquence, la concentration interne reste sensiblement constante pour des concentrations très variables dans l'environnement.

1.1. TRANSFERT DANS LES CHAÎNES ALIMENTAIRES

Le niveau des éléments traces ou de leurs isotopes radioactifs dans les organismes a été examiné en fonction du niveau trophique pour les groupes présentant des modes d'alimentation variés (BRYAN, 1976a ; PENTREATH, 1977 ; AMIARD et AMIARD-TRIQUET, 1980) mais peu de cas de biomagnification ont été relevés.

1.1.1. Mercure

C'est le seul métal pour lequel le processus de biomagnification soit évident. Toutefois, il ne semble pas affecter les organismes des niveaux trophiques les plus faibles, telles que les espèces de petites tailles constituant des chaînes alimentaires pélagiques (KNAUER et MARTIN, 1972 ; WILLIAMS et WEISS, 1973 ; LEATHERLAND et coll., 1973). Par contre, chez les Poissons, RATKOWSKY et coll. (1975) ont trouvé des concentrations croissantes de mercure pour des niveaux trophiques allant des herbivores aux prédateurs d'Invertébrés puis aux prédateurs de Vertébrés. Chez les Mammifères marins, les concentrations de mercure semblent très liées au régime alimentaire. Par exemple chez les Phoques, *Halichoerus grypus* qui se nourrit de Céphalopodes et de Poissons de grande taille présente un niveau de mercure plus élevé que *Pagophilus groenlandicus* qui se nourrit de Crustacés et de Poissons de petites tailles (SERGEANT et ARMSTRONG, 1973). Un phénomène du même ordre a été observé pour deux espèces de Baleines (NAGAKURA et coll., 1974). Toutefois, les fortes concentrations observées dans les grands prédateurs pourraient également être liées à l'âge des individus puisque les organismes situés en fin de chaînes alimentaires sont aussi ceux qui ont en moyenne la durée de vie la plus longue et qu'il a été montré que le mercure avait un comportement cumulatif aussi bien chez des Poissons (CROSS et coll., 1973) que chez des Mammifères marins (HONDA et TATSUKAWA, 1985).

L'amplification des concentrations du mercure total au long des chaînes alimentaires est encore plus évidente si on prend en considération le méthylmercure. Ce dernier représente en effet de quelques pour cents du mercure total chez certains Invertébrés à près de 100 % chez certains prédateurs (in : FOWLER, 1982 et BRYAN, 1984 ; ABDOL-DAHAB et coll., 1986). La biomagnification s'explique fort bien pour un polluant qui est très efficacement assimilé à partir de la nourriture (97 % du mercure organique ingéré est assimilé par le Crustacé *Meganicthiphanes norvegica* ; 91 à 97 % respectivement chez les Poissons *Pleuronectes platessa* et *Raja clavata* in : FOWLER, 1982) et qui est ensuite retenu à long terme dans les tissus des prédateurs. Le mécanisme de cette rétention a été élucidé chez des Cétacés (*Ziphius cavirostris*) par MARTOJA et BERRY (1980) qui ont mis en évidence une fossilisation de mercure et de sélénium sous forme d'un composé non biodégradable (tiemannite) dans le foie. Chez certains Poissons grands prédateurs (*Makaira nigricans*, *M. indica*), les concentrations du mercure et du sélénium sont

étroitement liées dans le foie, le rein et les muscles (MAC KAY et coll., 1975; SHULTZ et ITO, 1979) mais si l'on peut supposer que le mécanisme de cette association s'apparenterait à celui décrit pour *Ziphius cavirostris*, la démonstration reste à faire.

Remarque : En dehors du mercure, le caesium 137 est souvent mentionné pour son accumulation préférentielle dans les organismes des niveaux trophiques les plus élevés. Cette biomagnification pourrait être due, au moins partiellement, à la combinaison de deux facteurs : la localisation préférentielle du caesium dans les muscles et la part importante représentée par ceux-ci dans le poids total des Vertébrés qui occupent le sommet des réseaux trophiques (AMIARD et AMIARD-TRIQUET, 1980). Ce type de transfert n'est pas sans risque potentiel puisque le caesium 137 dont la période radioactive est relativement longue (30 ans), est l'un des résidus majeurs de l'industrie nucléaire et l'un des principaux radionucléides dispersés dans l'environnement à la suite de l'accident de Tchernobyl).

1.1.2. Arsenic et Etain

L'arsenic et l'étain peuvent être méthylés par les Bactéries (VIDAL et VIDAL, 1980; SANDERS, 1983; HALLAS et coll., 1982). Rapprocher ce fait des données évoquées ci-dessus pour le mercure, suggère d'examiner l'éventualité d'une biomagnification de ce type d'éléments. Étant donné la nocivité reconnue des organo-étains à l'égard des mollusques, l'essentiel des travaux concernant cet élément a porté sur les constituants les plus évidemment menacés des écosystèmes. Les données actuellement disponibles sont insuffisantes pour permettre des conclusions valables quant au potentiel de biomagnification de l'étain dans les chaînes alimentaires aquatiques et du risque qui en résulte pour l'Homme (STRAND, 1983; KAY, 1984). Toutefois, dans un port pollué de Californie, Young (1987) a montré que l'étain était l'un des rares éléments traces (avec Hg et Se) à présenter un phénomène de biomagnification.

D'une compilation de la littérature disponible, BRYAN en 1976(a) concluait que les concentrations d'arsenic les plus élevées étaient mis en évidence chez les Algues brunes (producteurs primaires), les Crustacés, les Mollusques Céphalopodes et Gastéropodes tandis que les Bivalves et les Poissons présentaient des niveaux sensiblement plus faibles (Tabl. I). Les données ultérieures examinées par LE FLEM (1987) confirment la forte bioaccumulation par les producteurs primaires et l'absence de biomagnification apparente. Des travaux récents sur les Mammifères marins permettent de voir que ces organismes, situés en fin de chaînes alimentaires n'accumulent pas plus l'arsenic que leurs proies. Nous présentons dans le tableau II les concentrations d'arsenic dans le foie de diverses espèces. Bien que cet organe soit l'un de ceux qui présentent les niveaux d'arsenic les plus élevés, ceux-ci restent faibles par comparaison aux valeurs moyennes calculées par BRYAN (1976a, Tabl.I) pour les producteurs primaires, les Invertébrés ou les Poissons.

Toutefois de nombreux résultats suggèrent que la voie alimentaire est importante dans la bioaccumulation de l'arsenic par les animaux marins. Chez des Mollusques Bivalves (*Mytilus galloprovincialis*) et Gastéropodes (*Littorina littorea* et *Nucella lapillus*), chez une crevette (*Lyssmata seticaudata*), les auteurs ont montré que l'exposition à l'arsenic présent dans l'eau du milieu expérimental n'entraînait pas une accumulation de cet élément comparable à celle observée *in situ* (FOWLER et UNLU, 1978; UNLU et FOWLER, 1979 a et b; KLUMP, 1980). Ils en ont conclu que dans la

TABLEAU I
Moyennes géométriques des concentrations d'arsenic chez différents organismes marins (d'après BRYAN, 1976a)

Geometric mean concentrations of arsenic in different marine organisms (after BRYAN, 1976a)

Groupe trophique	Groupe taxonomique	Concentration moyenne de l'arsenic (m.kg.-1 poids sec)
Producteurs primaires	Algues	çi
Filtreurs	Tuniciers (principal, Ascidies)	5
	Mollusques bivalves	15
	Huîtres	10
Omnivores ou mangeurs de particules	Mollusques Gastéropodes	20
	Echinodermes	5
Principalement carnivores	Crustacés Décapodes	30
	Coelentérés	20
	Mollusques céphalopodes	40
	Poissons	10

nature, la principale source de contamination était la nourriture. Toutefois, on peut aussi invoquer le fait que l'arsenic introduit récemment en milieu expérimental n'a pas atteint l'état d'équilibre physico-chimique de l'arsenic naturel et en conséquence, ne présente pas la même biodisponibilité. Chez les Poissons, il semble que les habitudes alimentaires influent sur les concentrations d'arsenic atteintes (BOHN, 1975; EDMONDS et FRANCESCONI, 1981; FALCONER et coll., 1983).

Si les composés arsenicaux introduits dans l'organisme par voie alimentaire semblent assimilés efficacement, de nombreux travaux (rapportés par LE FLEM, 1987) montrent que l'élimination est suffisamment rapide et importante pour que les prédateurs n'accumulent pas l'arsenic à un niveau plus élevé que celui de leurs proies.

1.1.3. Cadmium et Cuivre

Les données de la littérature résultant soit de mesures *in situ* de la concentration des métaux en fonction du niveau trophique des organismes, soit d'expériences de contamination des organismes par voie alimentaire, confirment que s'il y a bioaccumulation non négligeable de Cd et de Cu chez les organismes aquatiques (Fig. 1 et 2), il n'y a vraisemblablement pas biomagnification dans les réseaux alimentaires (STEELE et coll., 1973; BOHN et Mc ELROY, 1976; REHWOLDT et coll., 1978; AMIARD et coll., 1980; AMIARD-TRIQUET et coll., 1980; METAYER et coll., 1980). Toutefois, il y a quelques exceptions où le prédateur présente des niveaux d'éléments traces plus élevés que dans

TABLEAU II

Concentrations de l'arsenic dans le foie de quelques Mammifères marins
Arsenic concentrations in the liver of some marine mammals

Espèce	Lieu de prélèvement	Nombre d'individus	Moyenne mg/kg poids sec	Ecart-type	Moyenne mg/kg poids frais	Ecart-type
<i>Stenella attenuata</i> (1)	Pacifique Tropical Est (0°-10° lat. N.) stock du large	22	1,04	0,70	3,37 (5)	2,26
<i>S. attenuata</i> (1)	Pacifique Tropical Est (0°-10° lat. S) stock du large	5	0,42	0,11	1,49 (5)	0,47
<i>Delphinus delphis</i> (1)	Pacifique Tropical Central (5°-15° lat. N)	4	1,34	1,04	4,33 (5)	3,35
<i>S. coeruleoalba</i> (1)	Pacifique Tropical Sud (5° lat. N - 10° lat. S)	2	0,83	0,78	2,66 (5)	2,53
<i>S. longirostris</i> (1)	Pacifique Tropical Est (0° - 10 ° lat. S) Stock du large	5	0,36	0,09	1.16 (5)	0,28
<i>Globicephala melaena</i> (2)	Atlantique Nord (Iles Feroes) 1978	14	0,61	0,39	2,14 (6)	1,29
<i>G. melaena</i> (3)	Atlantique Nord (Iles Feroes) 1986	46	0,57	0,24	2,01 (7)	0,84
<i>Monodon monoceros</i> (4)	Territoires du Nord-Ouest Canadien	37	0,33	0,18	1,27	0,70

(1) Non publié ; données acquises dans le cadre du programme de recherche de ANDRE et coll. (1985).

(2) JULSHAMN et coll., 1987.

(3) Non publié, données URA 1356, CNRS

(4) WAGEMANN et coll., 1983.

(5) Données transformées en utilisant le rapport poids sec/poids congelé moyen (ANDRE, communication personnelle).

(6) Données transformées en utilisant le rapport poids sec/poids frais individuel indiqué par les auteurs.

(7) Données transformées en utilisant le rapport poids sec/poids frais moyen calculé d'après les données de JULSHAMN et coll., 1987.

TABLEAU III

Influence du régime alimentaire sur les concentrations métalliques chez le Neogasteropode carnivore Ocenebra erinacea (concentrations moyennes en mg/kg sec sur 15 individus affectées de l'écart-type à la moyenne). Aucune différence significative n'apparaît entre les concentrations métalliques en fonction du régime alimentaire imposé (d'après BERTHET, 1986).

Influence of the diet on metal concentrations in the carnivorous Neogasteropoda Ocenebra erinacea (mean concentrations - mg/kg DW - calculated from the data from 15 specimens and standard deviation in brackets). No significant differences appear in metal levels according to the diet (after BERTHET, 1986)

Nourriture disponible	Durée de l'expérience en jours			
	0	15	30	45
		CADMIUM		
Aucune		10,0(5,1)	9,0(1,3)	—
Moules	6,9(2,4)	7,5(3,1)	8,8(1,1)	10,2(3,6)
Huitres		6,5(1,8)	6,5(0,6)	8,4(0,8)
		CUIVRE		
Aucune		1355,1(216,8)	553,3(102,5)	—
Moules	956,2(149,1)	983,3(159,0)	522,3(96,4)	796,8(160,3)
Huitres		720,0(120,9)	510,9(73,2)	665,2(110,9)
		ZINC		
Aucune		1989,1(189,7)	1703,4(208,8)	—
Moules	2127,4(224,3)	2168,6(280,9)	1767,3(235,3)	1812,2(242,5)
Huitres		1450,7(98,5)	1508,5(154,4)	1966,0(197,2)

les proies. Il en est ainsi pour le cadmium et le cuivre chez les Néogastéropodes carnivores tels que *Thais lapillus*, *Buccinum undatum* et *Ocenebra erinacea* (SEGAR et coll., 1971; HALCROW et coll., 1973; PEDEN et coll., 1973; AMIARD-TRIQUET et coll., 1983; BERTHET et coll., 1986). Pour tenter de vérifier l'influence de la nourriture sur les concentrations métalliques des Gastéropodes carnivores, BERTHET (1986) a placé des *O. erinacea* dans des «cages» contenant soit des Huitres (présentant de fortes teneurs métalliques), soit des Moules (teneurs beaucoup plus faibles) ou aucune nourriture. Les dosages de cadmium et de cuivre effectués sur les tissus mous des prédateurs après 15, 30 ou 45 jours d'expérience ne font apparaître aucune différence significative en fonction du régime alimentaire imposé (Tabl. III). Il semble donc que les concentrations en cadmium et en cuivre d'*O. erinacea* ne dépendent pas directement de la nourriture. Les travaux de BOUQUEGNEAU et MARTOJA (1982) ont établi que la présence de cuivre en forte quantité chez les Néogastéropodes (*T. lapillus* et *Murex brandaris*) était due à la fossilisation du cuivre résultant du catalyseur de l'hémocyanine dans les cellules à sulfure cuivrique dispersées dans le tissu conjonctif de la masse viscérale.

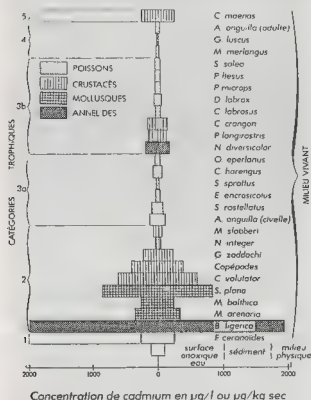


FIG. 1. — Concentrations du cadmium dans différents organismes de l'estuaire de la Loire classés selon leur mode d'alimentation (1 : producteurs primaires; 2 : consommateurs primaires; 3a : principalement planctonophages; 3b : omnivores «mangeurs de sédiment»; 4 : Poissons super-carnivores; 5 : nécrophages). La hiérarchie s'établit plutôt en fonction du groupe zoologique (concentrations plus élevées chez les Invertébrés que chez les Poissons) que du groupe trophique (d'ap. AMIARD et coll., 1982b).

Cadmium concentrations in different organisms from the Loire estuary according to their food habits (1 : primary producers; 2 : primary consumers; 3a : mainly plankton-feeders; 3b : omnivorous bottom-feeders; 4 : supercarnivorous fish; 5 : necrophagous). The cadmium level depends on the zoological group (higher levels in invertebrates than in fish) rather than on the trophic group (after AMIARD et al., 1982b with authorization of the Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.).

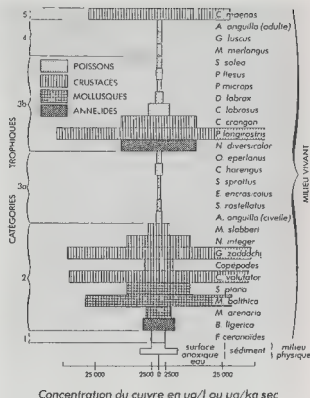


FIG. 2. — Concentrations du cuivre dans différents organismes de l'estuaire de la Loire classés selon leur mode d'alimentation (voir légende Fig. 1). La bioaccumulation du cuivre semble beaucoup moins liée aux habitudes alimentaires qu'à l'appartenance à un groupe zoologique donné, les concentrations les plus élevées étant généralement observées chez les Crustacés (ap. AMIARD et coll., 1982b).

Copper concentrations in different organisms from the Loire estuary according to their food habits (see Fig. 1 heading). Copper bioaccumulation depends on the zoological group (highest levels in crustaceans) rather than on their feeding mode (after AMIARD et al., 1982b with the authorization of the Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.).

1.1.4. Zinc

Nous avons représenté dans la figure 3 la pyramide des concentrations telle qu'elle apparaît pour les principaux constituants du réseau trophique de l'estuaire de la Loire. A quelques exceptions près, les concentrations de zinc sont du même ordre de grandeur pour des espèces appartenant à des niveaux trophiques différents. De même, dans une zone côtière voisine (Baie de Bourgneuf), les concentrations de zinc sont du même ordre de grandeur chez les prédateurs (principalement des Poissons), leurs proies et leurs contenus digestifs (AMIARD-TRIQUET et coll., 1983). De même, SCHELSKE et coll. (1971) déterminent des concentrations de ^{65}Zn tout à fait comparables chez des Poissons herbivores, omnivores, carnivores ou superprédateurs. Par contre, selon PEARCY et VANDERPLOEG (1973), les Poissons qui se comportent tantôt comme des carnivores, tantôt comme des supercarnivores sont toujours plus contaminés par le zinc 65 (170 à 560 $\text{nCi}^{65}\text{Zn/gZn}$) que les espèces qui sont des carnivores de premier ordre strictes (70 à 130 $\text{nCi}^{65}\text{Zn/gZn}$). Toutefois, dans cette étude, il se trouve qu'à

des régimes alimentaires différents correspondent également des niches écologiques différentes dont les facteurs écologiques propres peuvent également influer sur le niveau d'incorporation du zinc 65. Dans une chaîne alimentaire phytoplancton — zooplancton — Poisson, LOWMAN et coll. (1966) mettent en évidence un accroissement des concentrations de ^{65}Zn en fonction du niveau trophique. OSTERBERG et coll. (1964) détectent très peu de ^{65}Zn chez les producteurs primaires d'une chaîne alimentaire océanique, les concentrations les plus fortes étant établies chez les consommateurs primaires zooplanctoniques. Des niveaux équivalents ou plus élevés de zinc chez les prédateurs que dans leur nourriture ont également été recensés dans des chaînes alimentaires à Mollusques : Algues macrophytes — Gastéropodes brouteurs (YOUNG, 1975; BRYAN, 1983; BERTHET, 1986) et sèston — Lamellibranches filtreurs — Gastéropodes Carnivores (PEDEN et coll., 1973; BERTHET, 1986). Toutefois les études expérimentales de YOUNG (1977) sur *T. lapillus* et de BERTHET (1986) sur *O. erinacea* (Tabl. III) ne confirment pas une tendance à la biomagnification du zinc dans ce type de chaîne alimentaire. Bien que soulignant la difficulté de préciser l'importance relative de la contamination directe des organismes par l'eau ou de leur contamination indirecte par voie alimentaire, BRYAN (1976b) et FOWLER (1982) concluent de l'analyse de nombreux articles que le zinc — qui est effectivement assimilé par les organismes marins — serait transféré principalement par voie alimentaire, au moins dans les cas de pollutions chroniques. Une évidence indirecte de l'accumu-

tion du zinc par voie alimentaire est apportée par les travaux de DEVINEAU (in : AMIARD-TRIQUET et coll., 1981) qui montrent que la mortalité du Crustacé *Artemia salina* est considérablement accrue pour les individus exposés au métal par l'intermédiaire de nourriture phytoplanctonique (*Tetraselmis suecica* cultivé sur des milieux contaminés par le zinc à 10 mg/l) alors que les individus exposés directement au zinc dans l'eau (10 mg Zn/l) ne présentent pas une mortalité plus forte que le témoin.

Les concentrations relativement élevées détectées chez les consommateurs peuvent-elles résulter d'un stockage cumulatif du zinc à long terme? Dans ce cas, on devrait observer une accumulation plus forte chez les animaux âgés que chez les jeunes. D'une manière générale, les données de la littérature sont très hétérogènes sur ce point (HARDISTY et coll., 1974; PENTREAH, 1977; BOYDEN, 1977; METAYER et coll., 1982; COSSA et coll., 1980; BOALCH et coll., 1981; POPHAM et d'AURIA, 1983; AMIARD et coll., 1986b). Dans l'estuaire de la Columbia, RENFRO (1972) a observé que la vitesse d'élimination du zinc était d'autant plus faible que l'on considèrerait un organisme de niveau trophique plus élevé.

1.2. RÉGULATION

En écotoxicologie, il semble que ce terme ait été utilisé en premier par BERNHARD (1968) pour caractériser la capacité d'un organisme à maintenir constante sa concentration interne en certains contaminants, quand la concentration de ceux-ci varie dans le milieu. Pour les éléments ayant un rôle physiologique connu, les relations entre concentration interne et concentration externe comprenaient théoriquement trois phases (Fig. 4) :

- quand la concentration externe est très faible, elle peut être insuffisante pour couvrir les besoins vitaux de l'organisme et lorsqu'elle augmente, la concentration dans l'organisme s'accroît aussi jusqu'à atteindre la concentration interne optimale ;

- quand la concentration interne optimale est atteinte, l'organisme répond à un accroissement de la concentration externe en mettant en oeuvre un mécanisme de régulation ;

- quand la concentration externe devient très élevée, même un élément essentiel peut devenir toxique, dérégulant les mécanismes physiologiques normaux et entraînant ainsi une entrée incontrôlée et un empoisonnement de l'organisme.

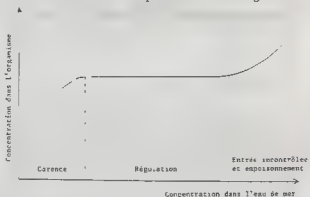


FIG. 4. — Relation théorique entre les concentrations externes et internes des éléments régulés d'après BERNHARD (1968).

Theoretical relationships between external and internal concentrations of regulated elements (after BERNHARD, 1968).

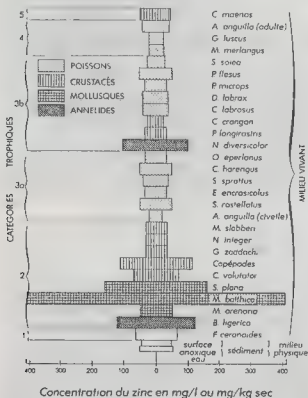


FIG. 3. — Concentrations du zinc dans différents organismes de l'estuaire de la Loire classées selon leur mode d'alimentation (voir légende Fig. 1) d'après AMIARD et coll. (1982b)

Zinc concentrations in different organisms from the Loire estuary according to their food habits (see Fig. 1 heading). (After AMIARD et al., 1982b with the authorization of the Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.)

Cette acception du terme de régulation est assez généralement reconnue, qu'elle soit envisagée au niveau de l'organisme entier ou d'un organe (BRYAN, 1984; WHITE et RAINBOW, 1984; RAINBOW, 1985; AMIARD et coll., 1987). Toutefois certains auteurs utilisent le terme de régulation pour décrire le stockage de métaux sous des formes physico-chimiques non toxiques. C'est ainsi que la détoxification de certains métaux (Cd, Cu, Hg, Zn, ...) peut être assurée par leur séquestration sous forme de métalloprotéines et en particulier par une protéine de faible poids moléculaire appelée métallothionéine. La liste des organismes chez lesquels une protéine fixatrice de métaux a été mise en évidence montre que la majorité des groupes zoologiques est concernée (COSSON, 1987). Par ailleurs, des combinaisons chimiques diverses peuvent être réalisées dans différentes cellules ou organes. Citons les exemples des cellules à sulfure cuivrique des Mésos et Néogastéropodes (BOUQUEGNEAU et MARTOJA, 1982), les cellules de stockage du cuivre et du zinc chez les Huîtres et chez le Polychète *Nereis diversicolor* (PIRIE et coll., 1984, 1985), des cellules excrétrices du tissu conjonctif stockant le sulfure d'argent chez les Gastéropodes et les Bivalves (MARTOJA et coll., 1985), des concrétions rénales chez les Bivalves marins (LUCAS et HIGNETTE, 1983), des inclusions de tiémannite dans le foie de Mammifères marins (MARTOJA et BERRY, 1980), etc. Dans ces différents cas il s'agit d'une «régulation par accumulation» qui, à l'échelle de l'organe ou de l'organisme, se manifeste par une augmentation de la concentration métallique globale.

Dans la suite de ce texte, le terme de régulation sera utilisé dans son acception première. Deux voies d'approche peuvent être empruntées pour examiner la stabilité ou les fluctuations des concentrations métalliques chez les organismes en fonction du degré de pollution du milieu : l'une consiste à exposer les spécimens biologiques à une gamme de concentrations de métaux introduits en milieu expérimental et à déterminer la bioaccumulation qui en résulte éventuellement ; l'autre consiste à comparer les niveaux de métaux présents chez des organismes aussi identiques que possible prélevés dans des milieux naturels plus ou moins pollués, les concentrations plus ou moins élevées de métaux dans les sédiments étant considérées comme indicatrices du degré de pollution de chaque site étudié (BRYAN, 1976a ; AMIARD et coll., 1982b).

1.2.1. Cuivre

Chez les végétaux, les études expérimentales et *in situ* décrites par BRYAN (1969, 1976a) indiquent que la concentration du cuivre dans les organismes tend à refléter sa concentration dans l'eau. Il en serait de même pour des Annelides (*N. diversicolor*, *Nephtys hombergi*) et des Mollusques Bivalves (*Scrobicularia plana*, *Ostrea edulis*, *Crassostrea gigas*) (BRYAN, 1976a; AMIARD et coll., 1982b; ZAROOGIAN et JOHNSON, 1983; AMIARD et coll., 1986a, 1987). Par contre le Mollusque Gastéropode *Littorina littorea* serait capable de réguler au moins partiellement cet élément (LANGSTON et ZHOU, 1986).

En général, chez les Crustacés exposés à court ou moyen terme (4 à 21 jours) au cuivre introduit dans l'eau d'élevage, le niveau de contamination du tégument n'est perturbé que pour des surcharges expérimentales élevées (100-1000 µg/L) (WHITE et RAINBOW, 1982; RAINBOW, 1985; AMIARD et coll., 1987). En accord avec ces résultats expérimentaux, plusieurs études *in situ* montrent que le niveau du cuivre est sensiblement constant au sein d'une espèce et indépendant du degré de contamination du milieu (WHITE et RAINBOW, 1982; AMIARD-TRIOUET et coll., 1983;

STINSON et EATON, 1983; SANDLER, 1984). Toutefois, quelques cas ont été décrits où des Crustacés ne manifestaient pas de capacité de régulation à l'égard du cuivre. Il s'agit souvent d'espèces n'appartenant pas au groupe des Décapodes : *Elminius modestus* (RAINBOW, 1985), *Gammarus zaddachi* (AMIARD et coll., 1987), *Corophium volutator* (BRYAN, 1976a). Pour cette dernière espèce, les résultats concernent une zone estuarienne très fortement polluée (Restronguet Creek) dans laquelle les concentrations maximales rencontrées dans l'eau dépassent parfois le seuil de 100 µg/l mentionné d'après les études expérimentales (BRYAN, 1984). Dans ce cas, le Décapode, *Carcinus maenas* accumule aussi du cuivre en surcharge alors qu'il s'agit pourtant d'une des espèces qui présentent une grande capacité de régulation du cuivre (RAINBOW, 1985; AMIARD et coll., 1987).

Dans cette même zone, on observe également une augmentation de la teneur en cuivre dans différents tissus et organes du Flet *Platichthys flesus*, augmentation d'ailleurs limitée à un doublement des valeurs normales (BRYAN, 1976a). Chez une espèce voisine (*Pleuronectes platessa*) les expériences de SAWARD et coll. (1975) ont montré que la concentration du cuivre restait constante dans le muscle quand la concentration dans le milieu externe augmentait mais que la contamination induisait un accroissement du cuivre hépatique. En milieu saumâtre, il a été montré qu'à court terme la civelle *Anguilla anguilla* maintenait constante sa concentration globale en cuivre indépendamment des surcharges expérimentales (jusqu'à 2 mg/l inclus), tandis qu'à moyen terme et en eau douce un accroissement de la concentration (de quatre à six fois la concentration initiale) était observé après 15 jours de contamination, ce niveau restant ensuite stable (AMIARD-TRIOUET et coll., 1987).

1.2.2. Zinc

A l'exception des végétaux qui paraissent incapables de réguler le zinc (BRYAN, 1969, 1976a), il semble exister chez la plupart des espèces un mécanisme qui permet aux êtres vivants de contrôler le niveau de ce métal dans leurs tissus. Ceci a été mis en évidence *in situ* et expérimentalement chez des Annéides (BRYAN, 1976a; AMIARD et coll., 1987), des Mollusques Gastéropodes (YOUNG, 1975; BRYAN, 1983; LANGSTON et ZHOU, 1986) et Bivalves (PHILIPS et YIM, 1981; AMIARD et coll., 1982b; AMIARD-TRIQUET et coll., 1986), des Crustacés (BRYAN, 1964, 1966; RAY et coll., 1980; WHITE et RAINBOW, 1982; SANDLER, 1984; DEVINEAU et AMIARD-TRIQUET, 1985) et des Poissons (MOUNT, 1964; EISLER, 1967; DE GOEIJ et coll., 1974; MILNER, 1979; AMIARD-TRIQUET et coll., 1987).

Nous ne détaillerons pas ces nombreuses données pour nous attacher à mettre en évidence les facteurs qui influencent la régulation. BRYAN (1984) avait déjà suggéré que les meilleurs régulateurs étaient les organismes les plus évolués du point de vue zoologique tels que les Crustacés Décapodes et les Poissons. Nous avons entrepris une étude comparative de la régulation du zinc chez des organismes représentatifs de plusieurs grands groupes zoologiques exposés au métal dans des conditions identiques de contamination à court terme (4 jours). La surcharge expérimentale de zinc la plus forte qui ne perturbe pas la concentration de ce métal dans les organismes varie selon le groupe zoologique. Généralement, elle atteint 100 µg Zn/l pour les Mollusques, 200 µg/l pour les Crustacés et 2 (Fiet) à 20 mg/l (civelle) pour les Poissons (AMTARD et coll., 1987). A plus long terme (21 j.), les Crustacés *Palaeomon elegans* et *Carcinus maenas* sont capables de réguler leurs concentrations internes de zinc pour des concentrations externes respectivement < 100 et 400 µg/l (WHITE et RAINBOW, 1982; RAINBOW, 1985). Après 45 jours d'ex-

position à une surcharge de zinc de 275 µg/l, la concentration de ce métal chez les larves de *P. serratus* est accrue d'un facteur 1,3 seulement par rapport au témoin (DEVINEAU et AMIARD-TRIQUET, 1985). Par contre l'exposition du Crustacé inférieur *Elminius modestus* au zinc induit une accumulation nette de ce métal (RAINBOW, 1985) en raison d'un mode de stockage spécifique sous forme de granules localisés dans des cellules spécialisées (THOMAS et RITZ, 1986). Chez des Mollusques Gastéropodes (*Gibbula umbilicalis*, *Littorina littorea*) et Bivalves (*Mytilus edulis*), lorsque le temps d'exposition augmente, des surcharges expérimentales plus faibles deviennent capables de perturber la régulation (AMIARD et coll., 1987).

1.2.3. Autres éléments traces

Le niveau des éléments traces chez les producteurs primaires reflète généralement bien leurs concentrations dans l'eau (BRYAN, 1976a).

Chez l'Annélide *Nereis diversicolor* et les Mollusques *Scrobicularia plana*, *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis*, la concentration de cadmium dans les organismes dépend de la concentration dans le milieu aussi bien dans les conditions expérimentales que naturelles (FOWLER et BENAYOUN, 1974; PHILIPS, 1976; BRYAN et coll., 1980; AMIARD et coll., 1987). A toutes les concentrations expérimentales testées, le cadmium est accumulé par *Palaemon elegans* (WHITE et RAINBOW, 1982), *P. adspersus* (BENGTSOON, 1977), *P. serratus* à l'état larvaire (DEVINEAU et AMIARD-TRIQUET, 1985), *Palaemonetes varians* (AMIARD et coll., 1987), *Crangon crangon* (DETHLEFSEN, 1977-78; AMIARD et coll., 1987), *Carcinus maenas* (RAINBOW, 1985; AMIARD-TRIQUET et coll., 1987), *Uca pugnator* (VERNBERG et coll., 1974). *In situ*, les crevettes gnées (*C. crangon*) provenant de l'estuaire de la Loire présentent des concentrations de cadmium plus élevées que celles prélevées dans une zone côtière adjacente sensiblement

moins exposée à ce métal (AMIARD-TRIQUET et coll., 1983). De nombreuses expériences ont montré la capacité des Poissons (*Anguilla anguilla*, civelle et adulte, *Limanda limanda*, *Platichthys flesus*, *Pleuronectes platessa*, *Oncorhynchus kisutch*) à accumuler rapidement le cadmium en solution (NOEL-LAMBOT et BOUQUEGNEAU, 1977; NOEL-LAMBOT et coll., 1978; RICHERT et coll., 1979; WESTERNHAGEN et coll., 1980; AMIARD et coll., 1987). Dans dix espèces représentatives des groupes zoologiques précédemment mentionnés, la bioaccumulation du cadmium à court terme est régie par une relation simple avec la concentration dans l'eau (AMIARD et coll., 1987).

$$Y = aX^b$$

où Y est la concentration dans les organismes
X est la concentration dans l'eau

Rapportant les travaux de plusieurs auteurs sur l'arsenic, LE FLEM (1987) indique que chez plusieurs espèces (l'Annélide *Tharyx marioni*, le Mollusque Gastéropode *Littorina littoralis*, le Mollusque Bivalve *Mytilus galloprovincialis*, le Crustacé *Lysmata seticaudata*) un réduction du flux d'entrée est observée aux concentrations externes les plus élevées sans qu'il soit possible de conclure quant à la nature du phénomène mis en jeu, régulation active ou saturation de certains sites. LANGSTON (1984) attribue la faible contamination de *M. edulis* transplantée dans un environnement pollué par l'arsenic à la capacité de cette espèce de s'isoler du milieu en fermant ses valves. La quantité d'arsenic absorbée par un autre Mollusque, *Crassostrea virginica* n'est pas significativement influencée par la concentration de cet élément dans l'eau de mer (ZAROOGIAN et HOFFMAN, 1982). Pour expliquer ce phénomène, les auteurs évoquent la possibilité d'une excrétion rapide de l'arsenic (ce qui correspondrait à une véritable régulation) mais il est difficile de conclure dans la mesure où la libération des produits génitaux, intervenue au cours de l'expérience, perturbe l'interprétation des résultats.

TABLEAU IV

Comparaison des concentrations métalliques (mg/kg poids sec) dans trois espèces d'organismes fouisseurs et le sédiment (fraction < 100 µm) dans lequel elles vivent (d'après BRYAN et coll., 1980)

Comparison of metal concentrations (mg/kg DW) in three species of burrowing organisms and in the sediment (particle size < 100µm) in which they live (after BRYAN et al., 1980)

Lieux de prélèvement (estuaires, U.K.)	<i>Scrobicularia plana</i> tissus mous	<i>Macoma balthica</i> tissus mous	<i>Nereis diversicolor</i>	Sédiment
Taw	0,23		0,06	41
Truro	8,50			700
Fowey			2,6	424
Usk/Severn	< 0,1			56
Rhymney/Severn		< 0,1		46
Barry		< 0,1		66
Loughor	14,0			255-320
Severn (Sharpness)			1,0	59
Severn (Weston)		1,69		53
Wye			< 0,1	53

Parmi les espèces qui peuvent être utilisées comme indicateurs de pollution par le mercure (c'est-à-dire chez lesquelles la concentration reflète bien celle du milieu), BRYAN (1984) cite les Algues *Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*, l'Annélidé *Nereis diversicolor* et les Mollusques *Bivalves Macoma balthica*, *Scrobicularia plana* et *Mytilus edulis*. Toutefois, chez *M. galloprovincialis*, MAJORI et coll. (1978) observent une dépression de l'accumulation aux concentrations élevées de mercure dans le milieu. Le mercure ne donne lieu à aucun phénomène de régulation chez divers Crustacés (VERNBERG et coll., 1974; RAY et TRIPP, 1976; THURBERG et coll., 1977) et Poissons (DIX et coll., 1975; GARDNER, 1978; ESTABLER et coll., 1978).

Nous avons reporté dans le tableau IV les valeurs extrêmes d'étain rencontrées par BRYAN et coll. (1980) chez trois espèces d'organismes fouisseurs et les concentrations de cet élément établies dans les sédiments (fraction < 100 µm) du même site. Il y a concordance des niveaux de contamination du sédiment et de la Scrobiculaire tandis que pour *M. balthica* et *N. diversicolor* les concentrations d'étain les plus fortes n'ont pas toujours été détectées dans les zones présentant une contamination nette du sédiment. Chez les Huîtres, la concentration de l'étain et de ses composés organiques dans les tissus dépend de la concentration dans le milieu expérimental (WALDOCK et coll., 1983) ou naturel (WALDOCK et MILLER, 1983; ALZIEU et coll., 1986). Alors que chez les Huîtres exposées au tributyl-étain une concentration maximale est atteinte en 14 jours (WALDOCK et coll., 1983), chez un Poisson, WARD et coll. (1981) ont montré un accroissement linéaire de l'accumulation qui se poursuit au-delà de 56 jours de contamination expérimentale.

1.2.4. Mécanismes de la régulation

Chez plusieurs espèces de Poissons marins (*Anguilla anguilla*, *Myoxocephalus scorpius*, *Serratus cabrilla*, *Moena chryselis*, *Scorpaena* sp.), des corpuscules intestinaux capables de lier des quantités considérables de Cd, Cu et Zn ont été observés. Accumulant les métaux directement à partir de l'eau de mer ingérée et régulièrement évacués, ces corpuscules semblent limiter l'entrée des métaux à travers la paroi intestinale (NOEL-LAMBOT, 1981). RADOUX et BOUQUEGNEAU (1979) ont démontré que l'intoxication par HgCl₂ induisait un accroissement de la production de mucus par la branchie de *S. cabrilla* et un phénomène similaire a été observé chez la Moule exposée au cuivre (SCOTT et MAJOR, 1972). COOMBS et coll. (1972) ont établi que les cations pouvaient être complexés par les sécrétions muqueuses. La combinaison de ces deux mécanismes et l'élimination subséquente du mucus pourraient limiter le taux d'entrée des polluants dans l'organisme (BOUQUEGNEAU et coll., 1982).

Toutefois, nous admettons après BRYAN (1984) que, généralement, il paraît peu évident que les organismes puissent prévenir activement l'absorption de métaux, en particulier lorsqu'il s'agit d'oligo-éléments indispensables à la vie tels que le cuivre et le zinc. Plus vraisemblablement, la relation entre les concentrations dans les êtres vivants et leur environnement pourrait être contrôlée par l'efficacité de l'excrétion. Chez le Homard *Homarus vulgaris*, les concentrations de zinc dans l'urine s'accroissent comme les concentrations de ce métal dans le milieu et l'urine pourrait donc être une importante voie d'excrétion bien que la surface du corps puisse représenter de plus une voie appréciable d'élimination (BRYAN, 1964). Chez le Crabe *Carcinus maenas*, le zinc en excès est excrété majoritairement par voie branchiale. De plus une fraction de ce métal est excrétée par voie urinaire

(BRYAN, 1966). Chez le Crabe *Pachygrapsus marmoratus*, les quantités de zinc 65 éliminées sont proportionnelles aux concentrations externes du métal (HEYRAUD et FOWLER, 1973) indiquant que le flux du zinc s'accroît quand la contamination du milieu augmente. De même, chez la crevette *Palaemon elegans*, la relation entre le flux de zinc et la concentration de zinc dissous est linéaire entre 10 et 42,5 µg Zn/l (WHITE et RAINBOW, 1984).

La régulation est donc parfaite dans le cas où le flux d'entrée est entièrement compensé par le flux de sortie. C'est ce que l'on observe chez beaucoup d'espèces pour le zinc tandis qu'à l'autre extrême, le flux d'entrée est généralement prédominant pour le mercure, entraînant une augmentation de la concentration de ce métal dans les organismes pour des concentrations externes, des niveaux trophiques et des âges croissant. Pour le cuivre, la régulation est plus ou moins achevée selon les espèces et les groupes zoologiques examinés.

2 — TOXICITÉ DES ÉLÉMENTS RÉGULÉS

BERNHARD (1968) remarque que les êtres vivants semblent avoir développé un mécanisme de régulation pour les éléments (ions majeurs, zinc) qui, dans les conditions naturelles de l'environnement, peuvent être présents à des concentrations inférieures ou supérieures à celles qui peuvent être tolérées. Parmi les facteurs déterminants la sensibilité des organismes aux polluants métalliques, BRYAN (1971) cite l'efficacité de leur système de régulation. Il a été souvent admis que la toxicité d'un métal était liée à une accumulation dans les tissus conduisant à des concentrations supérieures à celles normalement rencontrées dans les milieux non pollués. Nous avons vu plus haut que ce n'était pas toujours le cas, certaines formes de stockage présentant une innocuité complète. À l'inverse, le maintien d'une concentration métallique interne constante, vraisemblablement assuré par une augmentation de l'excrétion qui correspond à un accroissement de la dépense d'énergie par l'organisme, peut-on affirmer que la régulation constitue un système de défense ?

Nous avons cherché à répondre à cette question en examinant des perturbations d'ordre biochimique susceptibles de se produire à des niveaux de contamination tels que la concentration dans l'organisme reste stable. Des observations immunohistologiques ont été effectuées chez des spécimens du crabe *Carcinus maenas* provenant de deux sites, l'un étant pollué (embouchure de la Loire à St-Nazaire) par rapport à l'autre (traict du Croisic). Des animaux prélevés au Croisic ont également été examinés après 1 à 3 semaines de contamination expérimentale par le cuivre ou le zinc (50 µg/l). Les changements observés ont porté sur la localisation (par immunofluorescence) d'une substance apparentée à la méthionine-enképhaline dans les cellules des tubules constituant la glande digestive. Chez les individus du site « propre » et chez les témoins de l'expérience, l'immunofluorescence apparaît principalement à la base des cellules tandis qu'une localisation apicale est mise en évidence chez les spécimens exposés aux polluants, expérimentalement ou *in situ*. La substance détectée — dont la nature exacte n'a pas été déterminée — accompagne les granules cytoplasmiques sécrétoires durant leur migration vers l'apex cellulaire, précédant la sécrétion apocrine (AMIARD-TRIQUET et coll., 1986).

Chez les mêmes spécimens, nous avons examiné de plus les variations de l'activité de quelques enzymes de l'hépatopancréas (AMIARD et coll., 1982a). Nous constatons généralement une activité enzymatique nettement plus faible pour les Crabes prélevés à St-Nazaire par rapport à ceux du Traict du Croisic. La différence est significative (test *t* de Student) pour sept enzymes, notamment celles qui ont une activité phos-

phatase (phosphatase alcaline et acide) ou estérase (estérase C₄). Par contre, les enzymes à activité aminopeptidase (en particulier valine et glycyl-proline arylamidase) ont une concentration plus faible chez les spécimens du Tract du Croisic. Expérimentalement le cuivre a une action dépressive significative sur l'activité des estérases et de la phosphoamidase tandis que le zinc a un effet positif sur l'activité de la trypsine.

Chez *Carcinus maenas*, une altération de l'immunoréactivité et des perturbations de l'activité enzymatique se produisent alors même que la concentration de zinc dans la glande digestive n'est pas modifiée et que la concentration de cuivre est diminuée (Tableau V). Chez *Anguilla anguilla* au stade civelle, toutes les concentrations de zinc dans le milieu $\geq 100 \mu\text{g/l}$ induisent, quelle que soit la durée de l'exposition (2 à 4 s), une chute du nombre de cellules à somatostatine-like dans l'estomac et une diminution marquée du nombre des cellules à glucagon-like au niveau du pancréas. Or la surcharge efficace de $100 \mu\text{g Zn/l}$ n'entraîne pas d'augmentation significative de la concentration de zinc dans l'organisme tandis qu'aux surcharges plus fortes (1 et 5 mg Zn/l), la concentration interne ne double même pas la valeur normale (ANDERSEN, 1984). Toutefois, dans l'état actuel des connaissances, il est impossible de déterminer si les modifications physiologiques observées parallèlement à la régulation, ont un effet néfaste ou adaptatif.

Plus concluants sont les résultats obtenus par DEVINEAU (1986) sur les effets du zinc chez les larves de *Palaeomon serratus*. Chez les larves exposées au zinc depuis l'éclosion, la métamorphose se produit après un nombre de stades larvaires identique à celui établi pour les témoins (Fig. 5A) mais avec un léger retard (Fig. 5B), dans des proportions similaires quelle que soit la surcharge de zinc dans l'eau : 75, 125 ou 275 $\mu\text{g/l}$. A ces mêmes concentrations, la taille des post-larves est réduite à l'exception de celle des individus nés au printemps et à l'été et exposés à la surcharge la plus faible (Fig. 6). La moindre sensibilité au zinc, des individus nés au printemps et à l'été se retrouve en ce qui concerne la létalité, une dose de 275 $\mu\text{g/l}$ étant nécessaire pour accroître le taux et une dose de 525 $\mu\text{g/l}$ entraînant un taux voisin de 100 %. Pour les larves de fin d'hiver — qui sont les plus sensibles — la plus faible surcharge testée (75 $\mu\text{g/l}$) entraîne un accroissement de la mortalité, le taux de 100 % étant atteint dès l'exposition à 125 $\mu\text{g/l}$ (Fig. 7). En parallèle, rappelons qu'il fallait une concentration externe de 125 $\mu\text{g/l}$

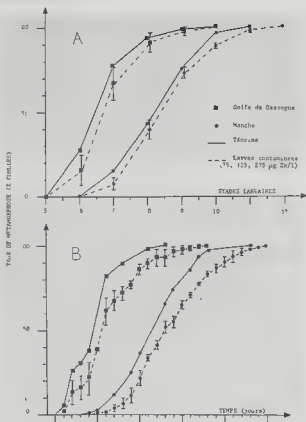


FIG. 5 — *Palaeomon serratus*. Taux de métamorphose cumulés en fonction des stades atteints par les larves au moment de la métamorphose (A) ou du temps écoulé depuis l'éclosion des oeufs (B). Ces taux ont été calculés en assimilant le nombre total de larves métamorphosées à 100 %. Moyennes affectées de l'écart-type (d'ap. DEVINEAU, 1986).

Palaeomon serratus: cumulative metamorphosis rate according to (A) the larval stage at the moment of metamorphosis; (B) the lapse of time since hatching. These rates have been established by equaling the total number of metamorphosed larvae to 100 %. Means and standard deviations (after DEVINEAU, 1986).

TABLEAU V

Carcinus maenas: Relation entre niveau de contamination et perturbations d'ordre biochimique dans la glande digestive (d'après AMIARD et coll., 1982a; ANDERSEN, 1984; AMIARD-TRIQUET et coll., 1986)

Carcinus maenas: Relationships between metal levels and biochemical disturbances in the digestive gland (after AMIARD et al., 1982a; ANDERSEN, 1984; AMIARD-TRIQUET et al., 1986)

Conditions d'exposition	Bioaccumulation		Effets
	Cuivre	Zinc	
In situ, estuaire de la Loire à Saint-Nazaire	Diminution de la concentration par rapport au témoin	Pas de différence significative avec le témoin	— Modification de la localisation d'une méthionine-enképhaline-like (MET) — Nombreuses perturbations de l'activité enzymatique
Contamination expérimentale par le cuivre (50 $\mu\text{g/l}$)	Diminution de la concentration		— Modification de la localisation MET — Dépression de l'activité des estérases et de la phosphoamidase
Contamination expérimentale par le zinc (50 $\mu\text{g/l}$)		Pas de différence significative	— Modification de la localisation MET — Augmentation de l'activité de la trypsine.

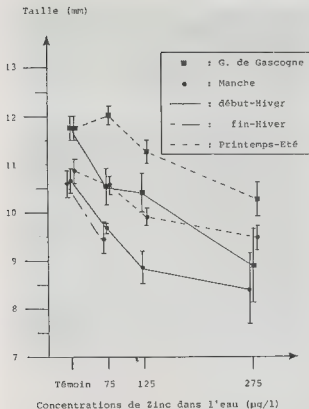


FIG. 6. — *Palaemon serratus* : Taille des post-larves exposées à différentes surcharges de zinc depuis l'éclosion jusqu'au 45ème jour de leur vie. Moyennes affectées de l'intervalle de confiance à 95 % (d'ap. DEVINEAU, 1986).

Palaemon serratus : Size of post-larvae exposed to different overloads of zinc since hatching till their 45th day of life. Means and confidence intervals at the level of 95 % (after DEVINEAU, 1986).

pour entraîner une augmentation significative de la concentration de zinc chez les larves et qu'avec une surcharge de 275 µg/l, le niveau du zinc chez les larves contaminées était seulement 1,3 fois plus élevé que la normale. Une partie de ce zinc étant vraisemblablement accumulée de façon passive, par exemple par adsorption sur l'exosquelette (BRYAN, 1966 ; AMIARD et AMIARD-TRIQUET, 1978-1979), il apparaît que pour des surcharges comprises entre 75 et 275 µg/l, les larves de *P. serratus* régulent leur concentration interne de zinc, ce qui n'empêche pas ce métal d'exercer sur elles des effets néfastes.

3 — CONSÉQUENCES ÉCOTOXICOLOGIQUES

3.1. CUIVRE ET ZINC

Dans le tableau VI, nous présentons quelques exemples des concentrations de cuivre et de zinc susceptibles d'être rencontrées dans les eaux côtières et estuariennes. Les concentrations les plus fortes rencontrées dans les eaux les plus polluées du monde se trouvent être du même ordre de grandeur (Zn) ou assez peu inférieures (Cu) aux concentra-

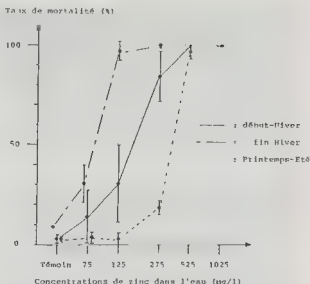


FIG. 7. — *Palaemon serratus* : Variations saisonnières des taux de mortalité larvaires après exposition au zinc depuis l'éclosion jusqu'au 45ème jour d'existence. Moyennes affectées de l'écart-type (d'ap. DEVINEAU, 1986).

Palaemon serratus : Seasonal variations of death rate of larvae exposed to zinc from hatching to their 45th day of life. Means and standard deviations (after DEVINEAU, 1986).

tions maximales ne perturbant pas à court terme la régulation de ce métal chez les organismes marins. Toutefois, nous avons vu que ces concentrations maximales décroissent lorsque le temps d'exposition s'allonge, ce qui permet de supposer qu'*in situ*, la régulation de ces métaux essentiels chez les animaux exposés de façon chronique pourrait être perturbée même pour des contaminations plus ordinaires.

Remarque : Toutefois, même aux doses sub-léthales les plus fortes testées, les concentrations des métaux régulés chez les organismes marins ne sont pas considérablement plus élevées que chez les animaux témoins. Dans les milieux naturels, les différences entre concentrations maximales et minimales de cuivre et de zinc enregistrées au cours des saisons sont du même ordre de grandeur que celles observées entre animaux témoins et contaminés expérimentalement (National Academy of Sciences, 1980 ; BERTHET et coll., 1986). Il sera donc souvent délicat d'attribuer les fluctuations observées à un phénomène naturel ou à une contamination. En conséquence, l'utilisation d'indicateurs biologiques pour mettre en évidence d'éventuelles pollutions par le cuivre et le zinc (ou tout autre élément trace essentiel) est fortement à déconseiller.

Nous avons apporté quelques données qui remettent partiellement en cause l'hypothèse selon laquelle la toxicité d'un métal serait liée à une accumulation dans les tissus conduisant à des concentrations supérieures à celles normalement rencontrées dans les milieux non pollués. Il n'est donc pas suffisant de comparer les concentrations environnementales à celles qui permettent de maintenir intacts les mécanismes de régulation.

Plusieurs auteurs ont compilé les données de la littérature concernant les effets du cuivre et du zinc à l'égard des organismes marins (TAYLOR, 1978a, 1981a ; LEWIS et CAVE, 1979, 1982 ; BRYAN, 1984 ; LEWIS, 1985 ; LARSON et coll., 1987 ; LEWIS, 1988). Dans de nombreux cas les surcharges utilisées expérimentalement pour mettre en évidence des effets sur les êtres vivants sont totalement irréalistes par rapport aux concentrations susceptibles d'être rencontrées dans le milieu naturel. Toutefois la surcharge expérimentale efficace se révèle inférieure à la plus forte concentration enregistrée *in situ* ($126 \mu\text{g Cu.l}^{-1}$ et $2520 \mu\text{g Zn.l}^{-1}$ dans la Restronguet Creek d'ap. BRYAN, 1984) dans environ 130 cas pour le cuivre et 90 pour le zinc.

Des effets néfastes ont été mis en évidence pour la plupart des êtres vivants : phytoplancton et macroalgues, et la quasi-totalité des groupes zoologiques depuis les Protozoaires jusqu'aux Vertébrés. Ils concernent principalement des réductions de la photosynthèse et de la croissance des individus ou des populations chez les végétaux, des perturbations de la reproduction, du développement embryonnaire et larvaire chez les organismes animaux mais des phénomènes léthaux sont également observés (une cinquantaine de cas pour le cuivre, une trentaine pour le zinc) y compris chez des espèces fréquemment considérées comme « résistantes » du seul fait qu'elles possèdent des potentialités écologiques très larges (euryhalinité en particulier) : *Nereis diversicolor* (BRYAN et HUMMERSTONE, 1971), *Capitella capitata* (REISH et coll., 1974), *Mercenaria mercenaria* (CALABRESE et NELSON, 1974 ; CALABRESE et coll., 1977), *Artemia salina*,

Corophium volutator, *Palaemonetes varians* (DENUIT et coll., 1982), *Rhithropanopeus harrisi* (BENJITS-CLAUS et BENJITS, 1975 ; SANDERS et JENKINS, 1984), *Pleuronectes platessa* (SAWARD et coll., 1975). Il faut toutefois souligner que les effets léthaux sont le plus fréquemment observés à des stades précoces du cycle vital (embryons, larves, juvéniles) qui sont reconnus comme particulièrement sensibles à de nombreux polluants.

Dans les tableaux VII et VIII, nous avons rassemblé les données sur les effets observés pour des concentrations inférieures à $10 \mu\text{g Cu.l}^{-1}$ ou $100 \mu\text{g Zn.l}^{-1}$ qui semblent relativement fréquentes dans les eaux côtières et estuariennes des zones industrialisées (Tabl. VI). Il serait toutefois hâtif de conclure que toute dose ayant révélé expérimentalement un effet néfaste exercera *in situ* le même effet. Il est évident que tout modèle expérimental, si élaboré soit-il, n'intègre qu'une partie des facteurs qui modulent les situations naturelles et que l'extrapolation des données du laboratoire au milieu ne peut s'envisager qu'avec réserve. Dans le cas des Algues unicellulaires pour lesquelles les tableaux VII et VIII fournissent d'assez nombreuses données, l'extrapolation est particulièrement délicate car la nature du milieu de culture et la densité des cellules sont des facteurs artificiels qui ont un très grand impact sur la réponse des organismes. Toutefois, les travaux de EIDE et coll., (1979) réalisés dans des conditions plus réalistes (cultures en sacs de dialyse immergés dans des fjords norvégiens contaminés) confirment la toxicité du zinc à l'égard de *Skeletonema costatum* et de *Thalassiosira pseudonana*, la survie des deux espèces étant impossible dans le

TABLEAU VI

Gamme des concentrations de cuivre et de zinc susceptibles d'être rencontrées dans les eaux côtières et estuariennes
Range of copper and zinc concentrations in estuarine and coastal waters

Zone géographique	Concentrations ($\mu\text{g/l}$)		Références bibliographiques
	Cu	Zn	
Côtes méditerranéennes	0,13 - 3,6	—	NURNBERG, 1977
Baie de Bourgneuf (moy.)	1,21	8,02	BERTHET et coll., 1984
Estuaire de la Loire	1,07 - 7,68	2,31 - 16,80	AMIARD et coll., 1982b
Golfe de Fos	2,2 - 17,0	3,2 - 400	BRYAN, 1984*
Estuaire du Rhin	2,5 - 7,5	43 - 70	"
Sorfjord	1 - 23	8 - 900	"
Canal de Bristol	0,6 - 5,4	2,7 - 44	"
Restronguet Creek	5,8 - 126	35 - 2520	BRYAN, 1984
Côtes écossaises (moy.)	0,6	—	LEWIS, 1988*
Delaware Bay U.S.A.	0,85 - 29,1	—	"
Newark Bay, N.J., U.S.A.	7,0 - 25	—	"
Chinhae Bay, Corée	0,1 - 10,5	—	LEWIS, 1988*
Corpus Christi Harbor	—	4 - 480	BRYAN, 1984*
Derwent estuary	—	6 - 1500	"

* Compilé d'après les données de la littérature

TABLEAU VII

*Effets du cuivre sur des organismes marins à des concentrations susceptibles d'être rencontrées dans des zones côtières et estuariennes
(*données relevées dans une synthèse bibliographique)*

*Effects of copper on marine organisms due to levels which can exist in some estuarine and coastal areas
(* data from a literature review)*

Groupe, espèce	Concentration efficace ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Phénomène biologique examiné	Référence bibliographique
PHYTOPLANKTON			
Nannoplankton	> 4	Décroissance considérable de la photosynthèse	LEWIS et CAVE, 1982*
Microplankton	> 8	"	"
Populations naturelles	1-2,5	Diminution taux de fixation du carbone	DAVIES et SLEEP, 1980
<i>Cyclotella nana</i>	≈ 10	Perturbation de la photosynthèse	TAYLOR, 1978a*
<i>Nitzschia palea</i>	1-10	Inhibition de la croissance	STEEMAN-NIELSEN et WIUM-ANDERSEN, 1970
<i>Prorocentrum nicans</i> et <i>Scrippsiella faeroense</i>	5	Plus de 50 % de décroissance du nombre de cellules en 4 à 8 j.	SAIFULLAH, 1978
<i>Skeletonema costatum</i>	10	Réduction du taux de croissance	JENSEN et coll., 1976, LEWIS 1988*
<i>Thalassiosira pseudonana</i>	> 5	Inhibition de la croissance	LEWIS et CAVE, 1982*
MACROALGUES			
<i>Ectocarpus siliculosus</i>	10	Retard de la croissance	MORRIS et RUSSELL, 1973
<i>Laminaria saccharina</i>	> 10	Inhibition de la croissance des sporophytes	CHUNG et BRINKHUIS, 1986
COELENTERES			
<i>Campanularia flexuosa</i>	≈ 6	Inhibition enzymatique	TAYLOR, 1978a*
	10-13	Inhibition de la croissance (11 j. d'exposition)	STEBBING, 1976
<i>Hydra littoralis</i>	2-12	Décroissance du taux de reproduction	STEBBING et POMROY, 1978
ANNELIDES POLYCHAETES			
<i>Nephtys ciliata</i>	10	Réduction de la durée de vie	LEWIS, 1988*
<i>Pectinaria koreni</i>	10	"	LEWIS 1988*
MOLLUSQUES BIVALVES			
<i>Argopecten irradians</i> (juv.)	5-11	Augmentation mortalité, réduction croissance	PESCH et coll., 1979
<i>Crassostrea gigas</i> (embryon)	5-10(Cu^{2+})	18 à 45 % de mortalité en 48 h.	LEWIS et CAVE, 1982*
<i>Macoma balthica</i>	10	Réduction de la durée de vie	LEWIS, 1988*
<i>Macoma calcarata</i>	10	"	"
<i>Mytilus edulis</i>	2-10	Effet inhibiteur sur la croissance de la coquille	STOMGREN, 1982 ; MANLEY et coll., 1984 ; REDPATH, 1985
<i>M. edulis</i>	2	EC50/5 j réduction du taux de filtration	GRACE et GAINNEY, 1987
<i>Ostrea edulis</i> (larves)	1-3	CL moyenne/48 h	CONNOR, 1972
<i>Perna viridis</i>	5-10	Perturbation du taux de filtration	PRABHUDEVA et MENON, 1985

TABLEAU VII (suite)

Effets du cuivre sur des organismes marins à des concentrations susceptibles d'être rencontrées dans des zones côtières et estuariennes
(* données relevées dans une synthèse bibliographique)

Effects of copper on marine organisms due to levels which can exist in some estuarine and coastal areas
(* data from a literature review)

Groupe, espèce	Concentration efficace ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	Phénomène biologique examiné	Référence bibliographique
MOLLUSQUES BIVALVES			
<i>Placopecten magellanicus</i>	10	Inhibition temporaire du développement des gamètes	GOULD et coll., 1985
<i>Venerupis decussata</i>	10	Perturbation de l'enfouissement (60 j. d'exposition)	STEPHENSON et TAYLOR, 1975
CRUSTACÉS			
<i>Acartia clausi</i>	1	Perturbation du taux d'ingestion, de la production des oeufs, de la consommation d'oxygène	MORAITOU-APOSTOLOPOULOU et VERRIOPOULOS, 1979
<i>A. tonsa</i>	9-78	CL50/72 h.	SOSNOWSKI et coll., 1979
	10	Fécondité réduite	REEVE et coll., 1979
<i>Balanus improvisus</i> (larves nauplii)	10	Anomalies de la mue (96 h. d'exposition)	LEWIS, 1983*
<i>Euchaeta japonica</i>	6-7	Perturbation du développement larvaire	BRYAN, 1984*
	~ 6	CL50/30 j.	TAYLOR, 1978a*
<i>Eurytemora affinis</i> (larves nauplii)	7,5-33,7	CL50/96 h.	SULLIVAN et coll., 1983
<i>Palaemonetes varians</i> (larves zoés I)	8	CL50/96 h.	DENUIT et coll., 1982
<i>Pandalus danae</i>	5-10	Retard de la mue	YOUNG et coll., 1979
<i>Rithropanopeus harrisi</i>	$10^{-11}\text{M}(\text{Cu}^{2+})$	Réduction poids des larves mégaloques	SANDERS et JENKINS, 1984
ECHINODERMES			
<i>Arbacia</i> sp.	4	Inhibition de la fertilisation	LILLIE, 1921
<i>Hemicentrotus pulcherrimus</i>	10	Perturbation du développement embryonnaire	TAYLOR, 1978a*
<i>Paracentrotus lividus</i> (larves pleuteus)	10	Perturbation du développement	BOUGIS, 1959
<i>Peronella japonica</i>	8	Diminution du % de larves pleuteus normales	BRYAN, 1984*
POISSONS			
<i>Clupea harengus</i>	10	Effet sur la fertilisation et le développement embryonnaire	OJAVEER et coll., 1980
<i>Pleuronectes platessa</i>	10	Diminution de la croissance (100 j. d'exposition)	SAWARD et coll., 1975

Sorrfjord (concentration minimale voisine de $100 \mu\text{g Zn.l}^{-1}$) tandis que leur croissance était plus ou moins gravement affectée dans l'Orkdalsfjord (7 à $54 \mu\text{g Zn.l}^{-1}$ et $1,3$ à $9,4 \mu\text{g Cu.l}^{-1}$).

La comparaison entre doses toxiques établies expérimentalement et concentrations environnementales pêche aussi par le fait que ces valeurs portent sur l'ensemble du métal présent sans tenir compte de sa spéciation chimique. Toute-

fois, les travaux expérimentaux effectués en contrôlant la forme physico-chimique du métal ont également montré que les concentrations de Cu^{2+} (forme la plus disponible et la plus toxique du cuivre) proches des concentrations ambiantes limitaient l'assimilation des substances nutritives et la croissance chez des organismes phytoplanctoniques, des bactéries, les larves mégaloques de *Rithropanopeus harrisi* (GILLESPIE et VACCARO, 1978 ; JACKSON et MOR-

TABLEAU VIII

Effets du zinc sur des organismes marins à des concentrations susceptibles d'être rencontrées dans des zones côtières et estuariennes
 (* données relevées dans une synthèse bibliographique)

Effects of zinc on marine organisms due to levels which can exist in some estuarine and coastal areas
 (* data from a literature review)

Groupe, espèce	Concentration efficace ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	Phénomène biologique observé	Référence bibliographique
PHYTOPLANKTON			
Populations naturelles	15	Diminution taux de fixation du carbone	DAVIES et SLEEP, 1980
<i>Asterionella japonica</i>	≈ 60	Inhibition croissance	TAYLOR, 1981a*
<i>Chaetoceros compressum</i>	≈ 60	"	"
<i>Cricosphaera carterae</i>	< 86	Perturbation	LARSON et coll., 1987*
<i>Clenodinium halli</i>	< 86	"	"
<i>Gymnodinium splendens</i>	< 86	"	"
<i>Isachrysis gabana</i>	< 86	"	"
<i>Nitzschia closterium</i>	≈ 60	Inhibition croissance	TAYLOR, 1981a*
<i>Schroederella schoederi</i>	≈ 10	"	"
<i>Skeletonema costatum</i>	100	Pas de survie (<i>in situ</i> dans sac dialyse)	EIDE et coll., 1979
<i>Thalassiosira pseudonana</i>	100	— id —	"
<i>Thalassiosira rotula</i>	< 86	Perturbation	LARSON et coll., 1987*
MACROALGUES			
<i>Laminaria digitata</i>	100	Diminution de 50 % de la croissance	BRYAN, 1976a
ANNELIDES POLYCHETES			
<i>Caprella capitata</i>	≥ 100	Perturbation reproduction	REISH et coll., 1974
MOLLUSQUES BIVALVES			
<i>Crassostrea cucullata</i> , <i>C. gigas</i>	≥ 100	Perturbation du développement embryonnaire	WATLING, 1981
<i>C. margaritacea</i>	80	50 % de réduction croissance larves 6 j.	WATLING, 1983
<i>C. gigas</i>	30-35	Diminution de 50 % de la fixation des larves de 15 jours	"
<i>M. edulis</i>	10-60	Effet inhibiteur sur la croissance de la coquille	STROMGREN, 1982
CRUSTACES			
<i>Tisbe holothuriae</i>	70	Taille de la population réduite à zéro après la 1ère génération	VERIOPOULOS et HARDOUVELIS, 1988
<i>Idotea neglecta</i>	> 10	Perturbation de l'osmorégulation	JONES, 1975
<i>Palaemon serratus</i> (larves)	> 75	Retard de la métamorphose Augmentation de la mortalité	DEVINEAU, 1986
<i>Rhythropanopeus harrisi</i>	25	Réduction de la taille Augmentation durée développement larvaire	BENIJTS-CLAUS et BENIJTS, 1975
ECHINODERMES			
<i>Littechnus pictus</i>	60	Anomalie du développement embryonnaire	TIMOURIAN, 1968
<i>Paracentrotus lividus</i>	30	Retard du développement des pluteus	BOUGIS, 1961
<i>Arbacia aegutuberculata</i>	30	"	"
<i>Peronella japonica</i>	14	Réduction % larves pluteus normales	BRYAN, 1984*
POISSONS			
<i>Clupea harengus</i>	5	Effets sur la fertilisation et le développement embryonnaire	OJAVEER et coll., 1980

GAN, 1978; FITZWATER et coll., 1982; SANDERS et JENKINS, 1984; BRAND et coll., 1986).

Des concentrations de Cu et de Zn identiques ou supérieures à celles qui se révèlent néfastes en expérience existent dans certaines zones étudiées par BRYAN (1976a) mais cet auteur mentionne qu'«aucun effet écologique bien défini n'y a été jusqu'à présent observé», ce qu'il attribue au fait que l'exposition chronique à des doses sub-léthales de métaux pourrait induire une tolérance à ce type de polluants. C'est ainsi que chez des Scrobiculairens provenant d'une zone peu polluée, nous avons établi que la $CL_{50}/96$ h du zinc en milieu expérimental correspondait à une concentration dans l'organisme de 651 mg.kg^{-1} . Or, chez les Scrobiculairens vivant dans la Restronguet Creek, la concentration de zinc peut atteindre $4\,920 \text{ mg.kg}^{-1}$ (BRYAN et coll., 1980). Chez le Crustacé *Carcinus maenas*, la plupart des individus prélevés dans la Restronguet Creek ne sont pas affectés par l'exposition pendant 38 jours à 10 mg.l^{-1} tandis que cette concentration entraîne une mortalité de 50 % en 6 jours dans une population de Crabs provenant d'une zone peu ou pas polluée (BRYAN, 1984). Dans le cas du phytoplancton *Skeletonema costatum*, une souche isolée du Solfjord très contaminé par le zinc s'est révélée plus tolérante au métal qu'un isolat du Trondheimsfjord moins pollué (BRAEK et coll., 1980). Une tolérance acquise au cuivre a été démontrée pour du phytoplancton (MURPHY et coll., 1982; VACCARO, 1983), des Algues macrophytes (RUSSELL et MORRIS, 1970; HALL, 1980; BRYAN, 1980; REED et MOFFAT, 1983), des Polychètes (BRYAN, 1976a; YOUNG, 1982), des Bivalves (HVLISOM, 1983; LUOMA et coll., 1983), des Crustacés (BRYAN, 1976a; SALIBA et KRZYZ, 1976; MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, 1978). Toutefois, l'acquisition de la tolérance n'est peut-être pas un phénomène absolument général puisque chez le Polychète *Ophryotrocha diadema*, PARKER (1984) n'a pas observé de développement notable de la tolérance au cuivre sur douze générations et d'autre part, chez les espèces pour lesquelles elle a été mise en évidence, elle n'entraîne pas une chute drastique des effets néfastes.

D'après les tableaux VI, VII et VIII, nous avons comparé des concentrations expérimentales nocives de zinc ou de cuivre aux concentrations de ces métaux susceptibles d'être rencontrées dans des milieux naturels pollués. Il faut souligner qu'au laboratoire, le cuivre ou le zinc étant le seul polluant introduit dans l'eau de mer alors qu'en milieu naturel, il est extrêmement rare de rencontrer une pollution mettant en jeu un seul altérage. Pour préciser la validité de notre comparaison, il faudrait donc prendre en considération des données sur les interactions entre polluants ou entre polluants et facteurs naturels (température, salinité). Toutefois, si l'importance de ces phénomènes est souvent évoquée dans la littérature, la complexité de leur étude et le nombre énorme des combinaisons possibles ont rebuté les chercheurs de sorte que les quelques données existantes ne permettent pas une généralisation simple et claire. Le seul aspect qui semble avéré est que les organismes résistent en général mieux à un facteur de pollution lorsqu'ils se trouvent par ailleurs dans des conditions optimales. De nombreuses espèces manifestent un préférence thermique et présentent une résistance plus grande aux agressions du milieu dans cette gamme de température. Ainsi chez l'Huitre *Crassostrea virginica*, le taux d'anomalie des embryons est 2,3 % seulement dans les élevages effectués au laboratoire à 25°C et il atteint respectivement 4,3 % et 11,6 % à 20 et 30°C. Parallèlement, les tests révèlent une toxicité minimale de Cu, Hg, Ag et Zn et de mélanges de ces métaux à 25°C (Mc INNES et CALABRESE, 1978). Tandis que le développement de la tolérance aux métaux pourrait accroître leur acceptabilité dans l'environnement marin, les phénomènes d'interactions entre polluants ou entre polluants et facteurs naturels (température,

salinité) sont vraisemblablement à considérer comme des facteurs aggravants.

3.2. AUTRES MÉTAUX

Nous n'examinerons pas de façon aussi détaillée la toxicité des autres métaux qui est généralement reconnue.

Pour le mercure, la concentration la plus forte dans l'eau de mer recensée dans la littérature est de 16 µg/l dans le Derwent estuary mais généralement le mercure ne dépasse pas la concentration de $0,5 \text{ µg/l}$ (TAYLOR, 1978b; BRYAN, 1984). Si on rapproche ces valeurs des données toxicologiques rassemblées par TAYLOR (1978b), on constate peu d'effets sub-léthaux pour des concentrations inférieures à $0,5 \text{ µg/l}$ tandis que d'assez nombreux effets sont observés pour les concentrations inférieures à 16 µg/l , y compris des effets léthaux (principalement sur les stades vitaux précoces). Pourtant cette comparaison tend à sous-évaluer la toxicité du mercure puisque les concentrations dans l'eau concernent le mercure total alors que les concentrations ayant induit un effet néfaste concernent le mercure inorganique, moins nocif que le mercure organique.

Pour l'arsenic, à l'exception de données anciennes faisant état d'un concentration moyenne de 330 µg As/l , les concentrations recensées dans les eaux marines (LE FLEM, 1987) sont toujours inférieures à $8,3 \text{ µg/l}$. La quasi-totalité des effets sub-léthaux et léthaux mentionnés dans la littérature (TAYLOR, 1981b) se manifeste pour des surcharges expérimentales supérieures à 1000 µg/l .

Les concentrations des composés de l'étain dans les eaux marines et estuariennes atteignent au maximum 3 µg/l , les concentrations les plus fortes étant rencontrées dans les zones de ports et de marinas (HALL et PINKNEY, 1985; IMER, 1986-1987). Le rapprochement avec les données toxicologiques recensées dans ces travaux montrent que de telles concentrations sont susceptibles de provoquer des effets léthaux chez les espèces les plus sensibles, appartenant au zooplancton, tandis que le risque léthal serait minime pour les autres groupes mais l'exposition à long terme pourrait entraîner des effets sub-léthaux (réduction de la croissance, ralentissement du développement, modification du sexe, réponse d'évitement, perturbation du comportement, changement histologique, épaississement de la coquille de Bivalves). De tels effets ont d'ailleurs été observés *in situ* dans des zones conchylicoles françaises et britanniques (ALZIEU et coll., 1986; GIBBS et coll., 1987; DAVIS et coll., 1987; LAWLER et ALDRICH, 1987; WEIS et PERLMUTTER, 1987).

La concentration de cadmium la plus forte recensée *in situ* atteint 78 µg/l et des valeurs de l'ordre de 10 µg/l sont rencontrées dans des milieux divers (BRYAN, 1984). TAYLOR (1981c) recense seulement deux cas de léthalité pour des concentrations inférieures à 78 µg/l et un pour une concentration voisine de 10 µg/l . De plus, à ce niveau de contamination un petit nombre de perturbations sub-léthales est observé, concernant uniquement quelques espèces de Crustacés et de Poissons.

CONCLUSIONS

Selon les éléments traces considérés, la nocivité se manifeste de façon différente. Pour le mercure, le risque réside principalement dans la contamination des chaînes alimentaires et dans le stockage cumulatif au cours de la vie des organismes. L'effet néfaste le plus manifeste de l'étain

concerne la toxicité de ses formes organiques utilisées dans les peintures anti-salissures, en particulier à l'égard des Bivalves. Il s'agit d'une nuisance qui sévit et a été reconnue depuis moins d'une décennie. Les études sont donc relativement peu avancées et il y aurait lieu d'examiner principalement : 1) les relations entre les caractéristiques physico-chimiques des composés organiques de l'étain et les effets toxiques consécutifs sur les êtres vivants ; 2) l'éventualité de la biomagnification pour un élément qui, comme le mercure, donne lieu à des processus de méthylation. Il semble qu'il y ait une grande marge de sécurité entre les concentrations d'arsenic rencontrées dans les eaux de mer les plus polluées par cet élément et les niveaux qui exercent un effet néfaste sur les organismes marins. Si les composés arsenicaux semblent transférés efficacement le long de la chaîne alimentaire, l'élimination est suffisamment rapide et importante pour qu'il n'y ait pas de surcharges dans les organismes des niveaux trophiques les plus élevés. Toutefois, la spéciation chimique de l'arsenic dans les organismes marins est un sujet actuellement très débattu et de grande importance puisque la toxicité à l'égard des consommateurs des niveaux trophiques les plus élevés, incluant l'Homme, en dépend. La signification toxicologique des différents composés de l'arsenic est particulièrement préoccupante dans la mesure où l'empoisonnement chronique par ce métal conduit à des désordres circulatoires et neurologiques et manifeste de plus des effets mutagènes, cancérogènes et tératogènes (In : PHILIPS et DEPLEDGE, 1985). Dans la très grande majorité des cas, les concentrations de cadmium susceptible d'exercer un effet néfaste sur les organismes marins sont nettement plus élevées que les concentrations rencontrées dans l'environnement, même dans les zones les plus polluées. Bien que ce métal ne donne lieu à aucune biomagnification, il y a lieu de réduire son absorption avec les aliments d'origine marine à un niveau aussi faible que possible car il s'agit d'un polluant cumulatif avec une demi-vie chez l'Homme de 16 à 33 ans (O.M.S., 1972).

Sauf cas particuliers pour lesquels une explication physiologique a été proposée, le cuivre ne donne pas lieu à biomagnification tandis que le zinc présente des concentrations du même ordre de grandeur chez de très nombreux organismes, indépendamment de leur niveau trophique. À l'exception des végétaux qui paraissent incapables de réguler le zinc, il semble exister chez la plupart des organismes marins un processus leur permettant de contrôler la concentration interne de ce métal. Pour le cuivre, le mécanisme de régulation est moins généralisé mais il semble particulièrement efficace chez les Crustacés Décapodes. Toutefois, la régulation ne constitue pas un système de défense parfaitement efficace. En effet, des modifications métaboliques (dont la nature, adaptative ou pathologique, n'est pas déterminée) et des effets néfastes ont été observés pour des concentrations de cuivre ou de zinc dans l'eau de mer n'induisant que peu ou pas d'augmentation des concentrations dans l'organisme. De plus, la marge de sécurité entre les concentrations présentes dans l'environnement et les niveaux révélés toxiques expérimentalement est beaucoup plus étroite que pour l'arsenic ou le cadmium. Rappelons que la surcharge expérimentale efficace se révèle inférieure à la plus forte concentration enregistrée *in situ* dans environ 130 cas pour le cuivre et 90 pour le zinc. Ces observations soulignent que les oligo-éléments peuvent se comporter en polluants redoutables qu'il est indispensable de ne pas négliger dans les travaux d'écotoxicologie.

Le parallèle établi ci-dessus entre concentrations observées dans le milieu, s'il permet de mettre en évidence les risques potentiels liés à un polluant, n'est pas suffisant pour définir une capacité d'acceptation du milieu à l'égard de ce polluant. Avant que puisse être établis des critères de qualité des eaux marines, des connaissances supplémentaires doivent être acquises principalement dans trois secteurs : la spéciation

chimique, les interactions, la tolérance. La spéciation chimique d'un métal conditionne à la fois sa biodisponibilité et sa toxicité. Or de nombreuses incertitudes demeurent quant à la spéciation chimique dans des milieux naturels variés et, au laboratoire rares sont les auteurs qui assurent le suivi de la forme physico-chimique du contaminant, plus rares encore ceux qui peuvent la contrôler. Il s'agit certes d'un domaine très difficile à aborder mais dont la maîtrise permettrait une nouvelle avancée des études écotoxicologiques. Les interactions entre différents éléments traces ou entre métaux et autres polluants ou facteurs naturels, est un domaine de recherche qui reste peu étudié bien qu'il corresponde à la situation rencontrée dans la quasi-totalité des milieux pollués. Toutefois, le développement d'outils mathématiques et statistiques performants pour gérer les expériences de laboratoires, élaborer des stratégies d'échantillonnage et exploiter des données nombreuses et variées devrait permettre d'aborder plus efficacement ce sujet de recherche. Si l'acquisition de la tolérance est un phénomène reconnu, en particulier pour des Insectes à l'égard de pesticides, nul n'est actuellement capable de cerner avec précision son ampleur, qu'il s'agisse du nombre d'espèces, de groupes floristiques ou faunistiques concernés, du nombre des polluants ou des catégories de polluants pouvant y donner lieu.

De plus, quel que soit le thème de recherche abordé, il est indispensable que les études expérimentales et de terrain ne soient plus menées seulement « en parallèle » comme nous le mentionnions plus haut mais « en interaction ». Les études de laboratoires doivent permettre de formuler des hypothèses explicatives à l'égard des phénomènes observés *in situ* dans des situations complexes et *vice versa* les résultats obtenus en milieu contrôlé doivent être validés en conditions naturelles.

Remerciements

Je remercie J.C. AMIARD et C. METAYER qui ont bien voulu participer aux études de bioaccumulation et de toxicité comparées des éléments traces essentiels et non essentiels.

Plusieurs étudiants ont accepté au cours de leur thèse de consacrer une partie de leurs activités à étayer mes réflexions sur la nocivité relative de divers éléments de traces. Que A. ANDERSEN, B. BERTHET, J. DEVINEAU et C. LE FLEM en soient ici sincèrement remerciés. Je remercie S. RACINEUX qui a assuré la dactylographie de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- ABOU-DAHAB (O.), HALIM (Y.) et EL-RAYIS (O.), 1986. — Mercury species in coastal marine organisms from different trophic levels west of Alexandria. *FAO Fish. Rep.*, 325 (Suppl.), p. 1-7.
- ALZIEU (C.), SANJUAN (J.), DELTREIL (J.P.) et BOREL (M.), 1986. — Tin contamination in Arcachon Bay : effects on oyster shell anomalies. *Mar. Pollut. Bull.*, 17, p. 494-498.
- AMIARD (J.C.) et AMIARD-TRIQUET (C.), 1978-1979. — Interférence du cycle d'intermue et de la mue avec la radioécologie des Crustacés aquatiques. *Jubilé du Pr. Drach, Vie et Milieu*, 28-29 (3), ser. AB, p. 371-392.
- AMIARD (J.C.) et AMIARD-TRIQUET (C.), 1980. — Le transfert des polluants radioactifs dans les chaînes alimentaires aquatiques. *Ann. Biol.*, 19, p. 117-146.

- AMIARD (J.C.), AMIARD-TRIQUET (C.), BALLAN-DU-FRANÇOIS (C.), BERTHET (B.), JEANTÉ (A.Y.), MAR-TOJA (R.) et TRUCHET (M.), 1986a. — Study of the bioaccumulation at the molecular, cellular and organism levels of lead and copper transferred to the oyster *Crassostrea gigas* Thunberg directly from water or via food. 21st European Mar. Biol. Symp., Gdansk, 15-19 sept. 1986 (in press).
- AMIARD (J.C.), AMIARD-TRIQUET (C.), BERTHET (B.) et METAYER (C.), 1986b. — Contribution to the ecotoxicological study of cadmium, lead copper and zinc in the mussel *Mytilus edulis*. I. Field study. *Mar. Biol.*, 90, p. 425-431.
- AMIARD (J.C.), AMIARD-TRIQUET (C.), BERTHET (B.) et METAYER (C.), 1987. — Comparative study of the patterns of bioaccumulation of essential (Cu, Zn) and non-essential (Cd, Pb) trace metals in various estuarine and coastal organisms. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 106, p. 73-89.
- AMIARD (J.C.), AMIARD-TRIQUET (C.) et DENUIT (C.), 1982a. — Variations de l'activité de quelques enzymes de l'hémolymphe et de l'hépatopancréas de *Carcinus maenas* in situ expérimentalement sous l'effet de polluants métalliques (Cd, Pb, Cu et Zn). In : *Indices biochimiques et milieux marins*, Publ. CNEXO (Actes Colloq.), 14, p. 385-398.
- AMIARD (J.C.), AMIARD-TRIQUET (C.) et METAYER (C.), 1982b. — Distribution de quelques métaux (Cd, Pb, Cu, Zn) chez les organismes vivants de l'estuaire de la Loire et des zones côtières adjacentes. *Bull. Soc. Sci. mar. Ouest France*, 4, p. 153-168.
- AMIARD (J.C.), AMIARD-TRIQUET (C.), METAYER (C.) et MARCHAND (J.), 1980. — Étude du transfert de Cd, Pb, Cu et Zn dans les chaînes trophiques néritiques et estuariennes. I. État dans l'estuaire interne de la Loire (France) au cours de l'été 1978. *Water Res.*, 14, p. 665-673.
- AMIARD-TRIQUET (C.) et AMIARD (J.C.), 1976. — La pollution radioactive du milieu aquatique et ses conséquences écologiques. *Bull. Ecol.*, 7, p. 3-32.
- AMIARD-TRIQUET (C.), AMIARD (J.C.), ANDERSEN (A.C.), ELIE (P.) et METAYER (C.), 1987. — The eel (*Anguilla anguilla* L.) as a bioindicator of metal pollution: factors limiting its use. In 13th IAWPRC Biennial Intern. Conf., Rio de Janeiro, 17-22 Aug 1986, *Water Sci. Technol.*, 19 T., p. 1229-1232.
- AMIARD-TRIQUET (C.), AMIARD (J.C.), FERRAND (R.), ANDERSEN (A.C.) et DUBOIS (M.P.), 1986. — Disturbance of a met-enkephalin-like hormone in the hepatopancreas of crabs contaminated by metals. *Ecotox. Environ. Saf.*, 11, p. 198-209.
- AMIARD-TRIQUET (C.), AMIARD (J.C.), ROBERT (J.M.), METAYER (C.), MARCHAND (J.) et MARTIN (J.L.), 1983. — Étude comparative de l'accumulation biologique de quelques oligo-éléments métalliques dans l'estuaire interne de la Loire et les zones néritiques voisines (Baie de Bourgneuf). *Cah. Biol. Mar.*, 24, p. 105-118.
- AMIARD-TRIQUET (C.), BERTHET (B.), METAYER (C.) et AMIARD (J.C.), 1986. — Contribution to the ecotoxicological study of cadmium, copper and zinc in the mussel *Mytilus edulis*. II. Experimental study. *Mar. Biol.*, 92, p. 7-13.
- AMIARD-TRIQUET (C.), LASSUS (P.), AMIARD (J.C.), DEVINEAU (J.) et DENUIT (C.), 1981. — Influence des procédures expérimentales sur la détermination de la toxicité aiguë de quelques polluants à l'égard de divers organismes marins et eurhaliens. In : *Les tests de toxicité aiguë en milieu aquatique*, Colloques de l'INSERM, 106, p. 485-496.
- AMIARD-TRIQUET (C.), METAYER (C.) et AMIARD (J.C.), 1980. — Étude du transfert de Cd, Pb, Cu et Zn dans les chaînes trophiques néritiques et estuariennes. II. Accumulation biologique chez les poissons planctonophages. *Water Res.*, 14, p. 1327-1332.
- ANDERSEN (A.C.), 1984. — Contribution à l'étude immunohistologique de cellules endocrines chez des organismes marins. *Recherches d'éventuelles perturbations hormonales induites par des polluants métalliques*. Thèse d'Océanologie Biologique, Université Paris VI, 19 décembre 1984, 173 p.
- ANDRE (J.M.), BOUDOU (A.), RIBEYRE (F.), AMIARD (J.C.), AMIARD-TRIQUET (C.) et COLLET (A.), 1985. — Research program on the contamination of marine mammals by micropollutants. Distribution in tissues and organs of four species of Odontoceti. In : *Heavy metals in the environment*, Lekkas, T.D., ed., CEP Consultants Ltd, Edinburgh, G.B., vol. 1, p. 664-666.
- BENGTSOON (B.E.), 1977. — Accumulation of cadmium in some aquatic animals from the Baltic Sea. In : *3rd Soviet. Swedish Symposium on the Pollution of the Baltic*, Roseman, Sweden 1975, Åherholm A., ed., Roy T. Swedish Acad. Sci., Ambio Spec. Rep. 5, p. 69-73.
- BENJITS-CLAUS (C.) et BENJITS (F.), 1975. — The effect of low lead and zinc concentrations on the larval development of the mud-crab *Rhithropanopeus harrisii* Gould. In : *Sublethal effects of toxic chemicals on aquatic animals*, Koeman J.H. et Strik J.J. eds., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam, Neth., p. 43-52.
- BERNHARD (M.), 1968. — Research on the metabolism of some radioactive elements in the marine environment. *Rev. Intern. Oceanogr. Méd.*, 11, p. 11-59.
- BERTHET (B.), 1986. — Études in situ et expérimentales du devenir de quelques éléments métalliques (Cd, Pb, Cu et Zn) dans un écosystème de zone conchylicole. Thèse de Doctorat d'État, Univ. Rennes 1, 8 janvier 1986, 220 pp.
- BERTHET (B.), AMIARD (J.C.), AMIARD-TRIQUET (C.) et METAYER (C.), 1986. — Biological indicators of metal contamination in coastal areas: field and experimental studies of the limits of their use. In : *Chemicals in the environment*, J.N. Lester, R. Perry, R.M. Sternut, eds., Selper Ltd, London, p. 171-178.
- BERTHET (B.), AMIARD-TRIQUET (C.), METAYER (C.) et AMIARD (J.C.), 1984. — Étude écologique de l'accumulation de quelques éléments traces chez la Moule et dans certains composants d'un écosystème de zone conchylicole. *J. Rech. Oceanogr.*, 9, p. 75-77.
- BOALCH (R.), CHAN (S.) et TAYLOR (D.), 1981. — Seasonal variation in the trace metal content of *Mytilus edulis*. *Mar. Pollut. Bull.*, 12, p. 276-280.
- BOHN (A.), 1975. — Arsenic in marine organisms from West Greenland. *Mar. Pollut. Bull.*, 6, p. 87-89.
- BOHN (A.) et Mc ELROY (R.O.), 1976. — Trace metals (As, Cd, Cu, Fe and Zn) in arctic cod, *Boreogadus saida*, and selected zooplankton from Strathcona Sound, Northern Baffin Island. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 33, p. 2836-2840.
- BOUGIS (P.), 1959. — Sur l'effet biologique du cuivre en eau de mer. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 249, p. 326-328.
- BOUGIS (P.), 1961. — Sur l'effet biologique du zinc en eau de mer. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 253, p. 740-741.
- BOUQUEGNEAU (J.M.) et MARTOJA (M.), 1982. — La teneur en cuivre et son degré de complexation chez quatre Gastéropodes marins. Données sur le cadmium et le zinc. *Oceanol. Acta*, 5, p. 219-228.
- BOUQUEGNEAU (J.M.), NOEL-LAMBOT (F.), VERTHE (C.) et DISTECHE (A.), 1982. — The accumulation of heavy metals in marine organisms. *Int. Council. Explor. Sea Comm. Meet. (Pelagic Fish Comm.)*, E41, p. 140-156.
- BOYDEN (C.R.), 1977. — Effect of size upon metal content of shellfish. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 57, p. 675-714.
- BRAEK (G.S.), MALNES (D.) et JENSEN (A.), 1980. — Heavy metal tolerance of marine phytoplankton — IV. Combined effects of zinc and cadmium on growth and uptake in some marine diatoms. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 42, p. 39-54.
- BRAND (L.E.), SUNDA (W.G.) et GUILLARD (R.R.L.), 1986. — Réduction de marine phytoplankton reproduction rates by copper and cadmium. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 96, p. 225-250.
- BROWN (B.) et AHSANULLAH (M.), 1971. — Effect of heavy metals on mortality and growth. *Mar. Pollut. Bull.*, 2, p. 182-187.

- BRYAN (G.W.), 1964. — Zinc regulation in the lobster *Homarus vulgaris*. Tissue zinc and copper concentrations. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 44, p. 549-563.
- BRYAN (G.W.), 1966. — The metabolism of Zn and ^{65}Zn in crabs, lobsters and freshwater crayfish. In: *Radioecological Concentration Processes*, B. Aberg and F.P. Hungate, eds., Pergamon Press, Oxford and New York, p. 1005-1016.
- BRYAN (G.W.), 1969. — The absorption of zinc and other metals by the brown seaweed *Laminaria digitata*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 49, p. 225-243.
- BRYAN (G.W.), 1971. — The effects of heavy metals (other than mercury) on marine and estuarine organisms. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B 177, p. 389-410.
- BRYAN (G.W.), 1976a. — Heavy metal contamination in the Sea. In: *Marine Pollution*, R. Johnston, ed., Academic Press, London and New York, p. 185-302.
- BRYAN (G.W.), 1976b. — Some aspects of heavy metal tolerance in aquatic organisms. In: *Effects of pollutants on aquatic organisms*, A.P.M. Lockwood, ed., Cambridge University Press, p. 7-34.
- BRYAN (G.W.), 1980. — Recent trends in research on heavy-metal contamination in the sea. *Helgoländer Meeresunters.*, 33, p. 6-25.
- BRYAN (G.W.), 1983. — Brown seaweed, *Fucus vesiculosus*, and the gastropod, *Littorina littorea*, as indicators of trace-metal availability in estuaries. *Sci. Total Environ.*, 28, p. 91-104.
- BRYAN (G.W.), 1984. — Pollution due to heavy metals and their compounds. In: *Marine Ecology*, O. Kinne, ed., 5, Chap. 3, John Wiley & Sons Ltd, New-York, p. 1289-1431.
- BRYAN (G.W.) et HUMMERSTONE (I.G.), 1971. — Adaptation of the polychaete *Nereis diversicolor* to estuarine sediments containing high concentrations of heavy metals. I. General observations and adaptation to copper. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51, p. 845-863.
- BRYAN (G.W.), LANGSTON (W.J.) et HUMMERSTONE (I.G.), 1980. — The use of biological indicators of heavy metal contamination in estuaries. *Mar. Biol. Ass. U.K. Occas. Publ.*, 1, 73 pp.
- CALABRESE (A.), MACINNES (J.R.), NELSON (D.A.) et MILLER (J.E.), 1977. — Survival and growth of bivalve larvae under heavy metal stress. *Mar. Biol.*, 41, p. 179-184.
- CALABRESE (A.) et NELSON (D.A.), 1974. — Inhibition of embryonic development of the hard clam, *Mercenaria mercenaria*, by heavy metals. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 11, p. 92-97.
- CEE, 1982. — Communication de la Commission au Conseil relative aux substances dangereuses susceptibles de figurer sur la liste I de la directive 76/464/CEE du Conseil. *J. O. n° C 176 du 14.7.82*, 3-10.
- CHUNG (I.K.) et BRINKHUIS (B.H.), 1986. — Copper effects in early stages of the kelp, *Laminaria saccharina*. *Mar. Pollut. Bull.*, 17, p. 213-218.
- CONNOR (P.M.), 1972. — Acute toxicity of heavy metals to some marine larvae. *Mar. Pollut. Bull.*, 3, p. 190-192.
- COOMBS (T.L.), FLETCHER (T.C.) et WHITE (A.), 1972. — Interaction of metal ions with mucus from the plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *Biochem. J.*, 128, p. 128-129.
- COSSA (D.), BOURGET (E.), POULIOT (D.), PIUZE (J.) et CHANUT (J.P.), 1980. — Geographical and seasonal variations in the relationship between trace metal content and body weight in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 58, p. 7-14.
- COSSON (R.P.), 1987. — Influence des pratiques agricoles sur la contamination des écosystèmes aquatiques par les métaux lourds : approche écotoxicologique. Thèse d'État, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, 3 juillet 1987, 275 p.
- CROSS (F.A.), HARDY (L.H.), JONES (N.Y.) et BARBER (R.), 1973. — Relation between total body weight and concentrations of manganese, iron, copper, zinc, and mercury in white muscle of bluefish (*Pomatomus saltatrix*) and a bathyl-demersal fish *Antimora rostrata*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 30, p. 1287-1291.
- DAVIES (A.G.) et SLEEP (J.A.), 1980. — Copper inhibition of carbon fixation in coastal phytoplankton assemblages. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 60, p. 841-850.
- DAVIES (I.M.), BAILEY (S.K.) et MOORE (D.C.), 1987. — Tributyltin in Scottish sea lochs, as indicated by degree of imposex in the dogwhelk, *Nucella lapillus* (L.). *Mar. Pollut. Bull.*, 18, p. 400-404.
- DENUIT (M.), AMIARD-TRIQUET (C.) et AMIARD (J.C.), 1982. — Influence du stade de développement sur la sensibilité de quelques espèces de Crustacés marins et euryhalins aux polluants métalliques. In: *Principles for the interpretation of the results of testing procedures in ecotoxicology*, Proc. Intern. Symp. Sophia Antipolis (France), 30 sept.-2 oct. 1980, Rep. EUR 7549, p. 296-304.
- DETHLEFSEN (V.), 1977-1978. — Uptake, retention and loss of cadmium by brown shrimp (*Crangon crangon*). *Meeresforsch.*, 26, p. 137-152.
- DEVINEAU (J.), 1986. — Étude écotoxicologique du développement larvaire de la crevette rose *Palaemon serratus* en présence de deux éléments traces (zinc, cadmium). Thèse de 3ème cycle, Univ. Rennes I, 13 mars 1986, 212 p.
- DEVINEAU (J.) et AMIARD-TRIQUET (C.), 1985. — Patterns of bioaccumulation of an essential trace element (zinc) and a pollutant metal (cadmium) in larvae of the prawn *Palaemon serratus*. *Mar. Biol.*, 86, p. 139-143.
- DIX (T.C.), MARTIN (A.), AYLING (G.M.), WILSON (K.C.) et RAKOWSKY (D.A.), 1975. — Sand flathead (*Platycephalus bassensis*), and indicator species for mercury pollution in Tasmanian waters. *Mar. Pollut. Bull.*, 6, p. 112-144.
- EDMONDS (J.S.) et FRANCESCONI (K.A.), 1981. — Origin and chemical form of arsenic in the school whiting. *Mar. Pollut. Bull.*, 12, p. 92-96.
- EIDE (I.), JENSEN (A.) et MELSON (S.), 1979. — Application of *in situ* cage cultures of phytoplankton for monitoring heavy metal pollution in two Norwegian fjords. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 37, p. 272-286.
- EISLER (R.), 1967. — Acute toxicity of zinc to the killifish, *Fundulus heteroclitus*. *Chesapeake Sci.*, 8, p. 262-264.
- ESTABILLER (R.), GUTIERREZ (M.) et ARIAS (A.), 1978. — Accumulación y efectos histopatológicos del mercurio inorgánico y orgánico en la lisa (*Mugil auratus* Risso). *Invest. Pesq.*, 42, p. 65-80.
- FALCONER (C.R.), SHEPHERD (R.J.), PIRIE (J.M.) et TOPPING (G.), 1983. — Arsenic levels in fish and shellfish from the north sea. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 71, p. 193-203.
- FITZWATER (S.E.), KNAVER (G.A.) et MARTIN (J.H.), 1982. — Metal contamination and its effect on primary production measurements. *Limnol. Oceanogr.*, 27, p. 544-551.
- FOWLER (S.W.), 1982. — Biological transfer and transport processes. In: *Pollutant transfer and transport in the sea*, G. Kullenberg, ed., 2, CRC Press, Boca Raton, p. 1-65.
- FOWLER (S.W.) et BENAYOUN (G.), 1974. — Experimental studies on cadmium flux through marine biota. In: *Comparative studies of food and environmental contamination*, IAEA, ed., Vienna, p. 159-178.
- FOWLER (S.W.) et UNLU (M.Y.), 1978. — Factors affecting bioaccumulation and elimination of arsenic in the shrimp, *Lyssmata seticaudata*. *Chemosphere*, 7, p. 711-720.
- GARDNER (D.), 1978. — Mercury in fish and waters of the Irish Sea and other United Kingdom fishing grounds. *Nature*, 272, p. 49-51.
- GIBBS (P.E.), BRYAN (G.W.), PASCOE (P.L.) et BURT (G.R.), 1987. — The use of the dog-whelk, *Nucella lapillus*, as an indicator of tributyltin (TBT) contamination. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 67, p. 507-523.
- GILLESPIE (P.A.) et VACCARO (R.F.), 1978. — A bacterial bioassay for measuring the copper-chelation capacity of seawater. *Limnol. Oceanogr.*, 23, p. 543-548.

- GOEIJ (J.J.M. de), GUINN (V.P.), YOUNG (D.R.) et MEARNS (A.J.), 1974. — Activation analysis trace-element studies of Dover sole liver and marine sediments. In : *Symp. on nuclear techniques in comparative studies of food and environmental contamination*, Olanemi (Finland), 27 Aug. 1973, IRI-133-73-9, p. 189-200.
- GOULD (E.), THOMPSON (R.J.) et BUCKLEY (L.J.), 1985. — Exposure of the scallop *Placopetean magellanicus* (Gmelin) to sublethal copper and cadmium: effect on the reproductive effort. *Mar. Environ. Res.*, 17, p. 288-289.
- GRACE (A.L.) et GAINEY (L.F.), 1987. — The effect of copper on the heart rate and filtration rate of *Mytilus edulis*. *Mar. Pollut. Bull.*, 18, p. 87-91.
- HALCROW (W.), MACKAY (D.W.) et THORNTON (I.), 1973. — The distribution of trace metals and fauna in the firth of Clyde in relation to the disposal of sewage sludge. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 53, p. 721-739.
- HALL (A.), 1980. — Heavy metal co-tolerance in a copper-tolerant population of the marine fouling alga, *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.). *New Phytol.*, 85, p. 73-78.
- HALL (L.W.) et PINKNEY (A.E.), 1985. — Acute and sublethal effects of organotin compounds on aquatic biota: an interpretative literature evaluation. *CRC Critical Rev. Toxicol.*, 14, p. 159-209.
- HALLAS (L.E.), MFANS (J.C.) et COONEY (J.J.), 1982. — Methylation of tin by estuarine microorganisms. *Science*, 215, p. 1505-1507.
- HARDISTY (M.W.), HUGGINS (R.J.), KARTAR (S.) et SAINSBURY (M.), 1974. — Ecological implications of heavy metal in fish from the Severn estuary. *Mar. Pollut. Bull.*, 5, p. 12-15.
- HEYRAUD (M.) et FOWLER (S.W.), 1973. — Comparative studies on the bioretention of radionuclides under laboratory and field conditions. *Thalassia jugosl.*, 9, p. 127-137.
- HONDA (K.) et TATSUKAWA (R.), 1985. — Comparative biology of heavy metal accumulations in marine mammals, birds and some other vertebrates. In : *Heavy metals in the environment*, T.D. Lekkas, ed., CEP Consultants Ltd., Edinburgh U.K., p. 706-708.
- HVILSON (M.M.), 1983. — Copper-induced differential mortality in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 76, p. 291-295.
- IMER, 1986-1987. — Research on organotin compounds. *Rep. Inst. Mar. Environ. Res.*, Plymouth, NERC, ed., p. 88-91.
- JACKSON (G.A.) et MORGAN (J.J.), 1978. — Trace metal chelator interactions and phytoplankton growth in seawater media: theoretical analysis and comparison with reported observations. *Limnol. Oceanogr.*, 23, p. 268-282.
- JENSEN (A.), RYSTAD (B.) et MELSOM (S.), 1976. — Heavy metal tolerance of marine phytoplankton. 2. Copper tolerance of three species in dialyses and batch cultures. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 22, p. 249-256.
- JONES (M.B.), 1975. — Synergistic effects of salinity, temperature and heavy metals on mortality and osmo-regulation in marine and estuarine isopods. *Mar. Biol.*, 30, p. 13-20.
- JULSHAMN (K.), ANDERSEN (A.) et RINGDAL (O.), 1987. — Trace elements intake in the Faroe Islands. I: Element levels in edible parts of Pilot Whales (*Globicephalus melanocephalus*). *Sci. Total Environ.*, 65, p. 53-62.
- KAY (S.H.), 1984. — Potential for biomagnification of contaminants within marine and freshwater food webs. US Army Corps of Engineers, Tech. Rep. D-84-7, Nov. 1984, 166 p.
- KLUMP (D.W.), 1980. — Accumulation of arsenic from water and food by *Littorina littoralis* and *Nuccella lapillus*. *Mar. Biol.*, 58, p. 265-274.
- KNAUER (G.A.) et MARTIN (J.H.), 1972. — Mercury in a marine pelagic food chain. *Limnol. Oceanogr.*, 17, p. 868-876.
- LANGSTON (W.J.), 1984. — Availability of arsenic to estuarine and marine organisms: a field and laboratory evaluation. *Mar. Biol.*, 80, p. 143-154.
- LANGSTON (W.J.) et MINGJIANG ZHOU, 1986. — Evaluation of the significance of metal-binding proteins in the gastropod *Littorina littorea*. *Mar. Biol.*, 92, p. 505-515.
- LARSON (L.) et coll., 1987. — *Ambient aquatic life water quality criteria document for zinc*. Environ. Prot. Agency, Washington, DC, Office of Wat. Ref. Standards (Publ.), EPA/440/3-87/003, 213 p.
- LAWLER (I.F.) et ALDRICH (J.C.), 1987. — Sublethal effects of bis (tri-n-butyltin) oxide on *Crassostrea gigas* spat. *Mar. Pollut. Bull.*, 18, p. 274-278.
- LEATHERLAND (T.M.), BURTON (J.D.), CULPIN (F.), Mc CARTNEY (M.J.) et MORRIS (R.J.), 1973. — Concentrations of some trace metals in pelagic organisms and of mercury in Northeast Atlantic Ocean water. *Deep Sea Res.*, 20, p. 679-683.
- LE FLEM (C.), 1987. — *L'arsenic dans l'environnement aquatique*. Thèse de Docteur en Pharmacie, Université de Nantes, le 24 juin 1987, 233 p.
- LEWIS (A.G.), 1985. — The biological importance of copper. *Intern. Copper Res. Ass.*, Project 223, Final Rep., 342 p.
- LEWIS (A.G.), 1988. — The biological importance of copper. A literature review. *Intern. Copper Res. Ass.*, Project 223, Final Rep., 431 p.
- LEWIS (A.G.) et CAVE (W.R.), 1979. — The biological importance of copper in the sea. *Intern. Copper Res. Ass.*, Project 223, Final Rep., 211 p.
- LEWIS (A.G.) et CAVE (W.R.), 1982. — The biological importance of copper in oceans and estuaries. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 20, p. 471-695.
- LILLIE (F.R.), 1921. — Studies of fertilisation, 10. The effects of copper salts on the fertilisation of *Arbacia* and a comparison with mercury. *Biol. Bull.*, 41, p. 125-143.
- LOWMAN (F.G.), PHELPS (D.K.), Mc CLIN (R.), ROMAN DE VEGA (V.) et GARCIA (R.J.), 1966. — Interactions of the environmental and biological factors on the distribution of trace elements in the marine environment. In : *Disposal of radioactive waste into seas, oceans and surface waters*, IAEA, ed., Vienna, p. 249-265.
- LUCAS (A.) et HIGNETTE (M.), 1983. — Les concrétions rénales chez les Bivalves marins : études anciennes et récentes. *Halioth.*, 13, p. 99-113.
- LUOMA (S.N.), 1983. — Bioavailability of trace metals to aquatic organisms. A review. *Sci. Total Environ.*, 28, p. 1-22.
- LUOMA (S.N.), CAIN (D.J.), HO (K.) et HUTCHINSON (A.), 1983. — Variable tolerance to copper in two species from San Francisco Bay. *Mar. Environ. Res.*, 10, p. 209-222.
- MACE INNES (J.R.) et CALABRESE (A.), 1978. — Response of embryos of the american oyster, *Crassostrea virginica*, to heavy metals at different temperatures. In : *Physiology and behaviour of marine organisms*, Mc Lusky D.S. et Berry A.J., eds, Pergamon Press, New-York, p. 195-202.
- MACE KAY (N.J.), KAZACOS (M.N.), WILLIAMS (R.J.) et LEEDOW (M.I.), 1975. — Selenium and heavy metals in black marlin. *Mar. Pollut. Bull.*, 6, p. 57-60.
- MAJORI (L.), NEDOCAN (G.), MODONUTTI (G.B.) et DARIS (F.), 1978. — Methodological researches on the phenomenon of metal accumulation in the *Mytilus galloprovincialis* and on the possibility of using biological indicators as test-organisms of marine metal pollution. *Rev. int. Oceanogr. méd.*, 49, p. 81-87.
- MANLEY (A.R.), GRUFFYDD (I.O.) et ALMADA-VILLELA (F.C.), 1984. — The effect of copper and zinc on the shell growth of *Mytilus edulis* measured by a laser diffraction technique. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 64, p. 417-427.

- MARTOJA (R.) et BERRY (J.P.), 1980. — Identification of tiemanite as a probable product of demethylation of mercury by selenium in cetaceans. A complement to the scheme of the biological cycle of mercury. *Vie Milieu*, 30, p. 7-10.
- MARTOJA (M.), BOUQUEGNEAU (J.M.), TRUCHET (M.) et MARTOJA (R.), 1985. — Recherche de l'argent chez quelques Mollusques marins, dulcicoles et terrestres. Formes chimiques et localisation histologique. *Vie et Milieu*, 35, 1-13.
- METAYER (C.), AMIARD (J.C.) et AMIARD-TRIQUET (C.), 1982. — Accumulation de quelques éléments traces métalliques (Cd, Pb, Cu et Zn) chez la Sole (*Solea solea*) et le Flet (*Platichthys flesus*) : variations en fonction de l'âge et organotropisme. *Rev. Int. Océanogr. Méd.*, 66-67, p. 33-45.
- METAYER (C.), AMIARD (J.C.), AMIARD-TRIQUET (C.) et MARCHAND (J.), 1980. — Étude du transfert de quelques oligo-éléments dans les chaînes trophiques néritiques et estuariennes : accumulation biologique chez les poissons omnivores et super-carnivores. *Helgolander Meeresunters.*, 34, p. 179-191.
- MILNER (N.J.), 1979. — Zinc concentrations in juvenile flatfish *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 59, p. 761-775.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU (M.), 1978. — Acute toxicity of copper to a copepod. *Mar. Pollut. Bull.*, 9, p. 278-280.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU (M.) et VERRIPOPOULOS (G.), 1979. — Some effects of sub-lethal concentrations of copper on a marine copepod. *Mar. Pollut. Bull.*, 10, p. 88-92.
- MORRIS (O.P.) et RUSSEL (G.), 1973. — Effect of chelation on the toxicity of copper. *Mar. Pollut. Bull.*, 4, p. 159-160.
- MOUNT (D.I.), 1964. — An autopsy technique for zinc - caused fish mortality. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 93, p. 174-182.
- MURPHY (L.S.), GUILLARD (R.R.L.) et GAVIS (J.), 1982. — Evolution of resistant phytoplankton strains through exposure to marine pollutants. In : *Ecological Stress and the New-York Bight : Science and Management*, Mayer G.F., ed., Estuar. Res. Fed., Columbia, S.C., U.S.A., p. 401-412.
- NAGAKURA (K.), ARIMA (S.), KURIHARA (M.), KOGA (T.) et FUJITA (T.), 1974. — Mercury content of whales. *Bull. Tokai reg. Fish. Res. Lab.*, 78, p. 41-46.
- NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES, 1980. — The international mussel watch. U.S. Nat. Acad. Sci., ed., Washington D.C., 248 p.
- NOEL-LAMBOT (F.), 1981. — Presence in the intestinal lumen of marine fish of copropellets with high cadmium -, zinc - and copper - binding capacity : a possible mechanism of heavy metal tolerance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 4, p. 175-181.
- NOEL-LAMBOT (F.) et BOUQUEGNEAU (J.M.), 1977. — Comparative study of toxicity, uptake and distribution of cadmium and mercury in the sea water adapted eel *Anguilla anguilla*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 18, p. 418-424.
- NOEL-LAMBOT (F.), GERBAY (C.) et DISTECHE (A.), 1978. — Distribution of Cd, Zn and Cu in liver and gills of the eel *Anguilla anguilla* with special reference to metallothioneins. *Comp. Biochem. Physiol.*, 61C, p. 177-187.
- NURNBERG (H.W.), 1977. — Potentialities and applications of advanced polarographic and voltammetric methods in environmental research and surveillance of toxic metals. *Electrochim. Acta*, 22, p. 935-949.
- OJAVEER (E.), ANNIST (J.), JANKOWSKI (H.), PALM (T.) et RAID (T.), 1980. — On effect of copper, cadmium and zinc on the embryonic development of Baltic spring spawning herring. *Finn. mar. Res.*, 247, p. 135-140.
- O.M.S., 1972. — Evaluation de certains additifs alimentaires et des contaminants : mercure, plomb et cadmium. 11ème rapport du comité mixte FAO/OMS d'experts des additifs alimentaires. OMS, Genève, Ser. Rapp. Tech., 505, p. 11-16.
- OSTERBERG (G.L.), PEARCY (W.G.) et CURL (H.C.), 1964. — Radioactivity and its relationship to oceanic food chains. *J. Mar. Res.*, 22, p. 2-12.
- PAKER (J.G.), 1984. — The effect of selected chemicals and water quality on the marine polychaete *Ophryotrocha diadema*. *Water Res.*, 18, p. 865-868.
- PEARCY (W.G.) et VANDERPLOEG (H.A.), 1973. — Radioecology of benthic fishes off Oregon. In : *Radioactive contamination of the marine environment*, IAEA, ed., Vienna, p. 245-261.
- PEDEN (J.D.), CROTHERS (J.H.), WATERFALL (C.E.) et BEASLEY (J.), 1973. — Heavy metals in Somerset marine organisms. *Mar. Pollut. Bull.*, 4, p. 7-9.
- PENTREATH (R.J.), 1977. — Radionuclides in marine fish. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 15, p. 365-460.
- PESCH (G.), STEWART (N.) et PESCH (C.E.), 1979. — Copper toxicity to the bay scallop (*Argopecten irradians*). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 23, p. 759-765.
- PHILLIPS (D.J.H.), 1976. — The common mussel *Mytilus edulis* as an indicator of pollution by zinc, cadmium, lead and copper. I Effects of environmental variables on uptake of metals. *Mar. Biol.*, 38, p. 59-69.
- PHILLIPS (D.J.H.) et DEPLEDGE (M.H.), 1985. — Metabolic pathways involving arsenic in marine organisms : a unifying hypothesis. *Mar. Environ. Res.*, 17, p. 1-12.
- PHILIPS (D.J.H.) et YIM (W.W.S.), 1981. — A comparative evaluation of oysters, mussels and sediments as indicators of trace metals in Hong Kong waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 6, p. 285-293.
- PIRIE (B.J.S.), GEORGES (S.G.), LYTTON (D.G.) et THOMSON (J.D.), 1984. — Metal-containing blood cells of oysters : ultrastructure, histochemistry and X-ray microanalysis. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 64, p. 115-123.
- PIRIE (B.), FAYI (L.), GEORGE (S.C.), 1985. — Ultrastructural localisation of copper and zinc in the polychaete *Nereis diversicolor*, from a highly contaminated estuary. *Mar. Environ. Res.*, 17, p. 197-198.
- POPHAM (J.D.) et d'AURIA (J.M.), 1983. — Combined effect of body size, season, and location on trace element levels in mussels (*Mytilus edulis*). *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 12, p. 1-14.
- PRABHUDEVA (K.N.) et MENON (N.R.), 1985. — Rate of filtration by *Perna viridis* pre-exposed to heavy metals. *Fish Technol.*, 22, p. 102-104.
- RADOUX (D.) et BOUQUEGNEAU (J.M.), 1979. — The uptake of mercuric chloride from seawater by *Serratus cabrilla*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 22, p. 771-778.
- RAINBOW (P.S.), 1985. — Accumulation of Zn, Cu and Cd by crab and barnacles. *Estuarine, Coastal Shelf Sci.*, 21, p. 669-686.
- RATKOWSKY (D.A.), DIX (T.G.) et WILSON (K.C.), 1975. — Mercury in fish in the Derwent estuary, Tasmania, and its relation to the position of the fish in the food chain. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, 26, p. 223-231.
- RAY (G.L.) et TRIPP (M.R.), 1976. — The uptake of mercury from water by the grass shrimp *Palaemonetes vulgaris* (Say). *J. Environ. Qual.*, 5, p. 193-197.
- RAY (S.), Mc LEES (D.W.), WAIWOOD (B.A.) et PEZZACK (D.), 1980. — The disposition of cadmium and zinc in *Pandalus montagu*. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 9, p. 675-681.
- REDPATH (K.J.), 1985. — Growth inhibition and recovery in mussels (*Mytilus edulis*) exposed to low copper concentrations. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 65, p. 421-431.
- REED (R.H.) et MOFFAT (L.), 1983. — Copper toxicity and copper tolerance in *Enteromorpha compressa* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 69, p. 85-103.
- REEVE (M.R.), WALTER (M.A.), DARCY (K.) et IKEDA (T.), 1977. — Evaluation of potential indicators of sub-lethal toxic stress on marine zooplankton (feeding, fecundity, respiration and excretion) controlled ecosystem pollution experiment. *Bull. mar. Sci.*, 27, p. 105-113.

- REHWOLDT (R.E.), MASTRIANNI (W.), KELLEY (E.) et STALL (J.), 1978. — Historical and current heavy metal residues in Hudson river fish. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 19, p. 335-339.
- REICHERT (W.L.), FEDERIGHI (D.A.) et MALINS (D.C.), 1979. — Uptake and metabolism of lead and cadmium in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 63 C, p. 229-234.
- REISH (D.J.), PILIZ (F.), MARTIN (J.M.) et WORD (J.Q.), 1974. — Induction of abnormal polychaete larvae by heavy metals. *Mar. Pollut. Bull.*, 5, p. 125-126.
- RENFRO (W.C.), 1972. — Radioecology of zinc 65 in Alder slough, an arm of the Columbia River. In: *The Columbia River estuary and adjacent ocean waters*. A.T. Prunier and D.L. Alverson, eds, Univ. Washington Press, Seattle, p. 755-776.
- RUSSELL (G.) et MORRIS (O.P.), 1970. — Copper tolerance in the marine fouling alga *Ectocarpus siliculosus*. *Nature*, 228, p. 288-289.
- SAIFULLAH (S.M.), 1978. — Inhibitory effects of copper on marine dinoflagellates. *Mar. Biol.*, 44, p. 299-308.
- SALIBA (L.J.) et KRZYZ (R.M.), 1976. — Acclimation and tolerance of *Artemia salina* to copper salts. *Mar. Biol.*, 38, p. 231-238.
- SALOMONS (W.) et FORSTNER (V.), 1984. — Metals in the hydrocycle. Springer-Verlag, ed., Berlin.
- SANDERS (B.M.) et JENKINS (K.D.), 1984. — Relationships between free cupric ion concentrations in sea water and copper metabolism and growth in crab larvae. *Biol. Bull.*, 167, p. 704-712.
- SANDERS (J.G.), 1983. — Role of marine phytoplankton in determining the chemical speciation and biogeochemical cycling of arsenic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40 (Suppl. 2), p. 192-196.
- SANDLER (H.), 1984. — Zinc and copper concentrations in benthic invertebrates considered in relation to concentrations in sediments and water in the Bothnian sea (Northern Baltic). *Finn. Mar. Res.*, 250, p. 19-32.
- SAWARD (D.), STIRLING (A.) et TOPPING (G.), 1975. — Experimental studies on the effects of copper on a marine food chain. *Mar. Biol.*, 29, p. 351-361.
- SCOTT (D.M.) et MAJOR (C.W.), 1972. — The effect of copper (II) on survival, respiration, and heart rate in the common blue mussel, *Mytilus edulis*. *Biol. Bull.*, 143, p. 679-688.
- SEGAR (D.A.), COLLINS (J.D.) et RILEY (J.P.), 1971. — The distribution of the major and some minor elements in marine animals. II. Molluscs. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51, p. 131-136.
- SERGEANT (D.E.) et ARMSTRONG (F.A.J.), 1973. — Mercury in seals from eastern Canada. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 30, p. 843-846.
- SHELSKE (C.L.), WOLFE (D.A.) et HOSS (D.E.), 1971. — Ecological implications of fallout radioactivity accumulated by estuarine fishes and mollusks. In: *Radionuclides in ecosystems*. D.J. Nelson, ed., USAEC, Oak Ridge, p. 791-806.
- SHULTZ (C.D.) et ITO (B.M.), 1979. — Mercury and selenium in blue marlin, *Makara nigricans*, from the Hawaiian islands. *Fish. Bull., Fish. Wildl. Serv. U.S.*, 76, p. 872-879.
- SOSNOWSKI (S.L.), GERMOND (D.J.) et GENTILE (J.H.), 1979. — The effects of nutrition on the response of field population of the Calanoid Copepod *Acartia tonsa* to copper. *Water Res.*, 13, p. 449-452.
- STEBBING (A.R.D.), 1976. — The effects of low metal levels on a clonal hydroid. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 56, p. 977-994.
- STEBBING (A.R.D.) et POMROY (A.J.), 1978. — A sublethal technique for assessing the effect of contaminants using *Hydra littoralis*. *Water Res.*, 12, p. 631-635.
- STEELE (J.H.), McINTYRE (A.D.), JOHNSTON (R.), BAXTER (I.G.), TOPPING (G.) et DOOLEY (H.D.), 1973. — Pollution studies in the Clyde sea area. *Mar. Pollut. Bull.*, 4, p. 153-157.
- STEEMAN - NIELSEN (E.S.) et WIUM-ANDERSEN (S.W.), 1970. — Copper ions as a poison in sea and freshwater. *Mar. Biol.*, 6, p. 93-97.
- STEPHENSON (R.R.) et TAYLOR (D.), 1975. — The influence of EDTA on the mortality and burrowing activity of the clam (*Venerupis decussata*) exposed to sub-lethal concentration of copper. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 14, p. 304-318.
- STINSON (M.D.) et EATON (D.L.), 1983. — Concentrations of lead, cadmium, mercury and copper in the cray-fish (*Pacifastacus leniusculus*) obtained from a lake receiving urban runoff. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 12, p. 693-700.
- STRAND (J.A.), 1983. — The biological fate and effects of organotin compounds in the marine environment. Rapport U.S. ONR/NRL TAC 522, July 1, 1983, 18 p.
- STROMGREN (T.), 1982. — Effect of heavy metals (Zn, Hg, Cu, Cd, Pb, Ni) on the length growth of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 72, p. 69-72.
- SULLIVAN (B.K.), BUSKEY (E.), MILLER (D.C.) et RITACCO (P.J.), 1983. — Effects of copper and cadmium on growth, swimming and predator avoidance in *Eurytemora affinis* (Copepoda). *Mar. Biol.*, 77, p. 299-306.
- TAYLOR (D.), 1978a. — A summary of the data on the toxicity of various materials to aquatic life. 5. Copper. Imperial Chem. Industries. Rapport BL/A/1900, 21 p.
- TAYLOR (D.), 1978b. — A review of the lethal and sub-lethal effects of mercury on aquatic life. Imperial Chemical Industries. Rapport BL/A/1774, 13 p.
- TAYLOR (D.), 1981a. — A summary of the data on the toxicity of various materials to aquatic life. 13. Zinc. Imperial Chem. Industries. Rapport BL/A/2143, 25 p.
- TAYLOR (D.), 1981b. — A summary of the data on the toxicity of various materials to aquatic life. 9. Arsenic. Imperial Chem. Industries. Rapport CL/A/2143, 15 p.
- TAYLOR (D.), 1981c. — A summary of the data on the toxicity of various materials to aquatic life. 2. Cadmium. Imperial Chemical Industries. Rapport BL/A/2073, 2ème éd., 46 p.
- THOMAS (P.G.) et RITZ (D.A.), 1986. — Growth of zinc granules in the barnacle *Elminius modestus*. *Mar. Biol.*, 90 (2), p. 255-260.
- THURBERG (F.P.), CALABRESE (A.), GOULD (E.), GREIG (R.A.), DAWSON (M.A.) et TUCKER (F.K.), 1977. — Response of the lobster, *Homarus americanus*, to sublethal levels of cadmium and mercury. In: *Physiological Responses of Marine Biota to Pollutants*. Vernberg F.J., Calabrese A., Thurberg F.P. et Vernberg W.B., eds, Academic Press, New-York, p. 183-197.
- TIMOURIAN (H.), 1968. — The effect of zinc on sea urchin morphogenesis. *J. Exp. Biol.*, 169, p. 121-132.
- UNLU (M.Y.) et FOWLER (S.W.), 1979a. — Factors affecting the flux of arsenic through the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Mar. Biol.*, 51, p. 209-219.
- UNLU (M.Y.) et FOWLER (S.W.), 1979b. — Arsenic flux through mussels and shrimps. Workshop on pollution of the Mediterranean, Antalya, 24-27 Nov. 1978. Publ. par: Intern. Comm. Sci. Explor. Medit. Sea, p. 285-287.
- VACCARO (R.F.), 1983. — Laboratory and field approaches to environmental effects monitoring with emphasis on some microbial-heavy metal relations 1: *Trace Element Speciation in Surface Waters and its Ecological Implications*, Leppard G.G., ed., Plenum Press, New York, U.S.A., p. 291-314.
- VERNBERG (W.B.), DECOURSEY (P.J.) et O'HARA (J.), 1974. — Multiple environmental factor effects on physiology and behaviour of the fiddler crab *Uca pugiator*. In: *Pollution and Physiology of Marine Organisms* (Vernberg F.J. et Vernberg W.B., eds), Academic Press, Orlando et Londres, p. 381-425.
- VERRIOPOULOUS (G.) et HARDOUVELIS (D.), 1988. — Effects of sublethal concentration of zinc on survival and fertility in four successive generations of *Tisbe*. *Mar. Pollut. Bull.*, 19, p. 162-166.

- VIDAL (F.V.) et VIDAL (V.M.V.), 1980. — Arsenic metabolism in marine bacteria and yeast. *Mar. Biol.*, 60, p. 1-7.
- WAGEMANN (R.), SNOW (N.B.), LUTZ (A.) et SCOTT (D.P.), 1983. — Heavy metals in tissues and organs of the narwhal (*Monodon monoceros*). *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 40, p. 206-214.
- WALDOCK (M.J.) et MILLER (D.), 1983. — The determination of total and tributyltin in seawater and oysters in areas of high pleasure craft activity. ICES Paper C.M. 1983/E: 12.
- WALDOCK (M.J.), THAIN (J.) et MILLER (D.), 1983. — The accumulation and depuration of bis (tributyltin-oxide) in oysters: a comparison between the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) and the European flat oyster (*Ostrea edulis*). ICES Paper C.M. 1983/E: 52.
- WARD (G.S.), CRAMM (G.C.), PARRISH (P.R.), TRACHMAN (H.) et SLESINGER (A.), 1981. — Bioaccumulation and chronic toxicity of bis (tributyltin) oxide (TBTO). Tests with a saltwater fish. In: *Aquatic Toxicology and Hazard Assessment*, 4th Conf., Branson D.R. et Dickson K.L., eds, Amer. Soc. for Testing and Materials, Philadelphia, Spec. Publ. 737, p. 183-200.
- WATLING (H.R.), 1981. — Effects of metals on the development of oyster embryos. *S. Afr. J. Sci.*, 77, p. 134-135.
- WATLING (H.R.), 1983. — Comparative study of the effects of metals on the settlement of *Crassostrea gigas*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 31, p. 344-351.
- WEIS (J.S.) et PERLMUTTER (J.), 1987. — Effects of tributyltin on activity and burrowing behavior of the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Estuaries*, 10, p. 342-346.
- WESTERNHAGEN (H.), DETHLEFSEN (V.) et ROSENTHAL (H.), 1980. — Correlation between cadmium concentration in the water and tissue residue levels in dab, *Limanda limanda* L., and plaice, *Pleuronectes platessa* L., *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 60, p. 45-58.
- WHITE (S.L.) et RAINBOW (P.S.), 1982. — Regulation and accumulation of copper, zinc and cadmium by the shrimp *Palaemon elegans*. *Mar. Ecol., Prog. Ser.*, 8, p. 95-101.
- WHITE (S.L.) et RAINBOW (P.S.), 1984. — Regulation of zinc concentration by *Palaemon elegans* (Crustacea: Decapoda), zinc flux and effects of temperature, zinc concentration and moulting. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 16, p. 135-147.
- WILLIAMS (P.M.) et WEISS (H.V.), 1973. — Mercury in the marine environment: concentration in sea water and in a pelagic food chain. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30, p. 293-295.
- YOUNG (D.R.), 1982. — A comparative study of trace metal contamination in the Southern California and New-York Bights. In: *Ecological Stress and the New-York Bight: Science and Management*, Mayer G.F., ed., Estuar. Res. Fed., Columbia, S.C., USA, p. 249-262.
- YOUNG (D.R.), MEARNS (A.J.) et JAN (T.K.), 1987. — The cesium/potassium index of food web structure and biomagnification of trace elements in a polluted harbor of Southern California. In: *Heavy Metals in the Environment*, Lindberg S.E. et Hutchinson T.C., eds., publié par CEP Consultants Ltd, Edinburgh, vol. 2, p. 74-76.
- YOUNG (J.S.), GURTISEN (J.M.), APTS (C.W.) et CRECELIUS (E.A.), 1979. — The relationship between the copper complexing capacity of sea water and copper toxicity in shrimp zoea. *Mar. Environ. Res.*, 2, p. 265-273.
- YOUNG (M.L.), 1975. — The transfer of ^{65}Zn and ^{59}Fe along a *Fucus serratus* (L.) — *Littorina obtusata* (L.) food chain. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55, p. 583-610.
- YOUNG (M.L.), 1977. — The roles of food and direct uptake from water in the accumulation of zinc and iron in the tissues of the dogwhelk, *Nucella lapillus* (L.). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 30, p. 315-325.
- ZAROOGIAN (G.E.) et HOFFMAN (G.L.), 1982. — Arsenic uptake and loss in the american oyster, *Crassostrea virginica*. *Environ. Monitor. Assess.*, 1, p. 345-358.
- ZAROOGIAN (G.E.) et JOHNSON (M.), 1983. — Copper accumulation in the bay scallop, *Argopecten irradians*. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 12 (2), p. 127-133.

LES POPULATIONS DE CHAMPIGNONS MICROSCOPIQUES DU CHORION DES OEUFS DE *LABIDURA RIPARIA* PALLAS (Dermaptère, Labiduridae) AU COURS DE LA PÉRIODE DE SOINS

par Françoise GOUDEY-PERRIÈRE ⁽¹⁾, Paulette BROUSSE-GAURY ⁽²⁾,
Véronique JAHIER ⁽¹⁾, Claude PERRIÈRE ⁽¹⁾, Jacky FOURNIAT ⁽³⁾
et Marie-France ROQUEBERT ⁽⁴⁾

MOTS-CLÉS : Microflore fongique - Comportement parental -
Labidura riparia - Dermaptère

KEY-WORDS : Fungal microflora - Parental behavior - *Labidura
riparia* - Dermaptère.

RÉSUMÉ (Travail original)

Chez *Labidura riparia*, pendant toute l'embryogenèse, le chorion de l'oeuf soigné par la femelle constitue un habitat pour des Champignons microscopiques.

La majorité des germes sont des Fungi du sol, signalés sur des Insectes, vivants ou morts. Par contre, la provenance du genre *Ambrosiella*, exclusivement inventorié jusqu'ici chez des Scolytes, les «*Ambrosia beetles*», reste à élucider.

Au sein du complexe choriomique, pendant le gonflement des oeufs sous les effets des soins, un aspect important dégagé au cours de cette étude est le phénomène de succession de Fungi. Dans le déroulement temporel du processus un autre aspect important ressort : les niveaux de pollution fongique varient.

Ces changements sont mis en relation avec : les aptitudes colonisatrices spécifiques des différents Fungi sur un substrat choriomique variable et de possibles interrelations fongiques ; le comportement de soins de la femelle dont les activités régulent de manière extrinsèque la microflore fongique.

Ainsi, le complexe fongique de l'oeuf en développement voit l'ensemble de ses caractères modulé par des facteurs bioécologiques inhérents au milieu de ponte et par des facteurs éthophysologiques inféodés aux soins maternels.

SUMMARY (Original scientific paper)

The population of Microscopic fungi on egg chorion in *Labidura riparia* Pallas (Dermaptera, Labiduridae) during the brood care period

In *Labidura riparia*, the female displays maternal care for its brood during the incubation period of the eggs. During this time the egg chorion is colonized by microscopic fungi. These essentially soil derived fungi have been identified in literature on both live and dead insects. However, the exact origin of *Ambrosiella*, which has only been found till now in Scolityidae, the «*Ambrosia beetle*», remains to be elucidated. We report here the succession of fungal species and the changes in fungal pollution levels on egg chorion during development of eggs in *Labidura riparia*.

These changes were related to the specific abilities of the different fungi to colonize egg chorion during embryogenesis, as to possible fungal interactions, and to the role of maternal behavior, especially the cleaning function of licking eggs. Fungal associations on egg chorion during the brood care period seem to be controlled by both environmental factors and maternal behavior.

INTRODUCTION

Chez les Perce-oreilles, la femelle demeure à jeun auprès de ses oeufs et les soigne (LHOSTE, 1941 ; CAUSSANEL, 1971 ; VANCASSEL, 1974). Les soins comportent : le léchage des oeufs, la palpation, le remuage, le transport, la mise en tas et le déplacement des tas. Séparés de la mère, les oeufs sont rapidement colonisés par des Moisissures qui empêchent l'éclosion des larves (LHOSTE, 1941 ; CAUSSANEL, 1971).

Les données bibliographiques concernant la pathogénicité de microorganismes pour les Insectes sont nombreuses, mais très peu de recherches se sont focalisées sur l'oeuf et les

(1) Laboratoire de Biologie animale appliquée. (2) Centre de Biologie de l'Insecte.
(3) Centre d'Études Pharmaceutiques, Laboratoire de Microbiologie, 92190 CHATELAIN-MALABRY.

(4) Laboratoire de Cryptogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 75005 Paris.

Fungi. Ceci est particulièrement déconcertant dans la mesure où la période entre la ponte et l'éclosion des larves est une phase critique dans le cycle vital des espèces ovipares.

Chez *Labidura riparia* en particulier, — une espèce carnivore de Perce-oreilles qui vit essentiellement dans les zones sableuses, bords de mer ou de rivière —, des données ponctuelles font état de la présence de Moisissures sur les oeufs (1). Ces Moisissures appartiennent aux genres *Penicillium*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Verticillium*, *Epicoccum*, *Cladosporium* (CAUSSANEL, 1971 ; BROUSSE-GAURY, 1982a ; GOUDEY-PERRIERE et al., 1985). Champignons dont les spores sont fréquentes dans le sol ou l'air (DOMSCH et al., 1980). Ces Moisissures ont un rôle déterminant dans le devenir des pontes et par suite dans la régulation des populations ; le badgeonnage quotidien des oeufs avec un fongicide chimique assure l'éclosion des larves en l'absence de la mère (CAUSSANEL, 1966, 1971). D'un point de vue physiologique, comme chez *Forficula auricularia*, «aucun des soins maternels n'est nécessaire à l'éclosion des larves», mais, «d'un point de vue biologique, ils semblent indispensables» (LHOSIE, 1941).

Sans exclure l'évidente action mécanique des soins, puisque les soies des lacinia brossent le chorion de oeufs pendant le léchage, l'hypothèse d'une action antibiotique de sécrétions salivaires (VANCASSEL et CAUSSANEL, 1968 ; CAUSSANEL, 1971) ou tibiales (BROUSSE-GAURY, 1982a) persiste.

Afin de mieux cerner les rapports de cause à effet entre soins et développement des oeufs chez *Labidura*, ce travail aborde l'étude de la microflore fongique au cours de la période de soins. Il se propose d'analyser ses variations et de voir dans quelle mesure elles relèvent des activités de la femelle.

1 — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. MATÉRIEL BIOLOGIQUE

1.1.1. Élevage

La souche de *Labidura riparia* est entretenue depuis plusieurs années au laboratoire. L'élevage de masse, conduit selon les principes de CAUSSANEL (1975), est maintenu à 25°C et soumis à l'alternance régulière des jours et des nuits à la latitude de Paris, dans des boîtes de polyéthylène fermées. Le fond des récipients est recouvert d'une mince couche de sable du Loir, préalablement étuvé et séché. Les abris sont constitués par la superposition de boîtes de carton destinées à l'emballage des oeufs. La nourriture est variée (pupes de divers Diptères, larves de *Tenebrio molitor*, morceaux de vers de terre, viande hachée...). L'humidité est apportée par les pondoires (boîtes de Pétri contenant une rondelle de papier filtre surmontée d'un tampon de coton hydrophile imbibé d'eau douce non stérile). Les femelles pondent de préférence dans les pondoires déjà utilisés, ceux-ci servant à plusieurs reprises. Les femelles n'ont pas, comme dans les élevages maintenus à Rennes (VANCASSEL, 1967, 1973), la possibilité de creuser un terrier de ponte dans le sable.

Les pondoires contenant les femelles et leur ponte sont transférés individuellement dans des boîtes en polyéthylène de faibles dimensions, fermées afin d'éviter l'évaporation.

Ces boîtes sont placées dans une étuve obscure à 25°C. Dans ces conditions de température, les soins durent pendant toute l'embryogenèse, soit 10 jours. Quelques jours après l'éclosion, les larves de même âge sont séparées des mères et regroupées jusqu'à la mue imaginale. Les jeunes adultes permettent de maintenir l'élevage de masse.

1.1.2. Sélection des pontes

Dans ces conditions non stériles, la microflore peut être véhiculée par l'eau, le coton, le papier, les cartons, la nourriture... Rien n'assure que les germes microbiens présents dans l'environnement immédiat des Insectes restent les mêmes, au cours d'une longue période. C'est la raison pour laquelle nous avons limité l'étude dans le temps. Les oeufs utilisés proviennent de pontes synchrones émises par des femelles d'âge voisin, ayant effectué au moins un cycle reproducteur. Précisons que ces femelles ont été prélevées dans des boîtes d'élevage différentes. Ajoutons que les données recueillies sur les pontes partiellement ou totalement dévorées par les mères durant la même période d'observation ont été éliminées des résultats. De ce fait, et compte tenu des impératifs expérimentaux, l'étude porte sur quatre pontes, comportant respectivement 90 oeufs pour la première, et 62, 85 et 73 pour les suivantes.

1.1.3. Pollution des lieux de ponte et du milieu d'élevage.

Des pondoires et des femelles permettent d'apprécier la microflore fongique dans l'environnement immédiat des pontes.

● Dans chacune des quatre boîtes d'élevage, deux pondoires déjà utilisées ont été simultanément introduits. Ils sont retirés lorsque l'un des deux contient une ponte. L'autre sert de témoin.

● Les femelles témoins servent à identifier les Fungi présents dans le tube digestif et sur les zones tégumentaires en contact avec le substrat. Pour ce faire :

— la microflore fongique du tube digestif de deux femelles issues d'une même boîte d'élevage a été examinée. L'une a été sacrifiée au 5ème jour des soins et l'autre en dehors de la période de ponte ;

— huit femelles séparées de leurs oeufs à divers moments ont été enfermées individuellement et sans nourriture dans des boîtes de Pétri dont le fond portait une couche de gélose non additionnée de chloramphénicol. Ces boîtes, placées à 25°C, ont été examinées quotidiennement.

1.2. MÉTHODES DE PRÉLÈVEMENT ET D'ISOLEMENT DES FUNGI

1.2.1. A partir des pontes

Après anesthésie de la femelle par le froid, cinq oeufs ont été prélevés quotidiennement, avec des pinces stériles, dans chacun des quatre pondoires, de la ponte (jour J₀) à l'éclosion (jour J₉). Chaque lot d'oeufs, mis dans 2 ml de bouillon de Sabouraud (Merck), a été broyé à l'aide d'un homogénéiseur Polytron (Bioblock). La suspension a ensuite été ajustée à 5 ml avec le bouillon de Sabouraud. Un volume de 0,1 ml de cette solution a été étalé à la surface d'un milieu de base

(1) Des levures et des bactéries sont également signalées (BROUSSE-GAURY, 1982a).

O.G.A. (Merck) additionné de chloramphénicol (0,5 % M/V) et coulé en boîtes de Pétri.

1.2.2. A partir des pondoires-témoins

Un support en carton stérile recouvert d'une membrane stérile a été déposé au fond d'une boîte de Pétri et passé à l'autoclave. Un milieu de base O.G.A. additionné de chloramphénicol a été ensuite coulé sur la membrane. Après solidification, cette gélose a été appliquée sur le fond du pondoire-témoin, puis déposée à la surface d'une boîte de Pétri contenant le même milieu, et cela, sous hotte à flux laminaire.

1.2.3. A partir des tubes digestifs des femelles

Après anesthésie par le froid, les femelles ont été disséquées, sous hotte à flux laminaire, dans des conditions stériles. L'intestin a été placé dans 2 ml de bouillon de Sabouraud et traité comme les oeufs.

1.3. MÉTHODES D'IDENTIFICATION

Après 5 jours d'incubation à 25°C, les différentes boîtes de culture ont été examinées et les colonies comptées par type (GOUDEY-PERRIERE *et al.*, 1985).

Il est bien certain que ne seront observables que les Moisissures capables de se développer dans ces conditions sur le milieu choisi. Une seule restriction supplémentaire porte sur les vitesses relatives de développement des germes fongiques, les espèces à développement rapide, ou important, pouvant masquer celles à développement plus lent.

L'identification a été assurée 8 à 10 jours après l'ensemencement, d'une part par observation macroscopique de colonies isolées et cultivées sur un milieu gélose/malt, et d'autre part, par examen microscopique, après coloration au bleu lactique. Les souches identifiées ont été répertoriées de A à I.

1.4. OBSERVATIONS COMPLÉMENTAIRES

Le comportement des femelles placées sur gélose sans chloramphénicol a été observé et mis en relation avec les possibilités de développement d'une microflore sur le substrat.

2 — RÉSULTATS

2.1. FUNGI DES OEUFS

2.1.1. Identification des souches

Au moins 12 espèces de Moisissures différentes ont été isolées à partir du chorion des oeufs dans nos conditions d'élevage :

A : *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link ex Gray.

B : *Penicillium* sp. Link (au moins 4 espèces non identifiées)

C : *Scopulariopsis brevicaulis* (Sacc.) Bain

D : *Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samson

E : *Mucor hiemalis* Wehmer

F : *Ambrosiella* sp. Brader ex v. Arx et Hennebert

G : *Stachybotrys chartarum* (Ehrenb. ex Link) Hughes = *S. atra* Corda

H : *Aspergillus tamaris* Kita (groupe *flavus*)

I : *Acremonium fusidioides* (Nicot) W. Gams.

2.1.2. Évolution du complexe fongique : les successions d'espèces

Le tableau I suggère l'existence d'une évolution dans la composition du complexe fongique, en fonction de l'âge des oeufs. La figure concrétise la succession des espèces.

● *Stachybotrys chartarum* n'est mis en évidence que le jour de la ponte ;

● *Cladosporium herbarum* est inféodé aux 6 premiers jours ;

● Inversement, *Mucor hiemalis*, *Ambrosiella*, *Aspergillus tamaris* et *Acremonium fusidioides* n'ont été détectés que dans la seconde moitié de la période de soin et *A. fusidioides* uniquement à J7 ;

● les *Penicillium* sont toujours représentés, tandis que *Scopulariopsis brevicaulis* ne l'est pas de J5 à J7 ;

● *Paecilomyces lilacinus* est inventorié de façon sporadique.

Dans nos conditions expérimentales, plusieurs espèces coexistent donc (figure). Néanmoins au même jour, les données ponctuelles ne se généralisent pas nécessairement aux quatre pontes (tableau I). A l'inverse, certains prélèvements s'avèrent non contaminés, et cela tient peut-être à la sensibilité de la méthode (tableau I : oeufs de la ponte n°2 à J3, J4, J7 et J8 ; de la ponte n°4, à J5 et J6). Quoiqu'il en soit, il semble exister des différences dans l'évolution de la composition des peuplements en fonction de chaque ponte.

2.1.3. Évolution du complexe fongique : les modifications de densité

Pour chacun de Fungi, le nombre d'Unités Formant Colonie (U.F.C.) a été rapporté à un oeuf et à la date de son prélèvement. Au cours de l'embryogenèse, le nombre moyen d'U.F.C. sur un oeuf, toutes souches confondues, traduit le niveau de contamination fongique (tableau I).

Ces données démographiques, obtenues *in vitro*, montrent que la pollution chorionique, différente d'une ponte à l'autre au même stade de l'embryogenèse, évolue au cours de la période de soins. La densité des germes régresse entre J0 et J2. Cette tendance persiste sans toutefois s'annuler à la fin des cycles de soins. Au contraire, c'est une recrudescence de la contamination fongique qui apparaît à J7 et J8 ; peu avant l'éclosion (J9), le nombre moyen d'U.F.C. diminue à nouveau.

TABLEAU 1

Évolution qualitative et quantitative des fungi chorioniques. Identification des Moisissures (A — I : voir texte) et estimation du nombre des Unités Formant Colonie à partir d'un oeuf, pour les quatre pontes synchrones suivies durant la période de soins (J₀ à J₉)

Chorionic fungi qualitative and quantitative estimation in relation to maternal behaviour. Identified Fungi (A — I : see text) and quantitative estimation for one egg during the egg-care period

NOMBRE D'UNITÉS FORMANT COLONIE RAPPORTÉ À 1 OEUF										
JOUR	Ponte 1		Ponte 2		Ponte 3		Ponte 4		Nombre	moyen
J ₀	A : 30 B : 20 C : 20 G : 10	80	A : 40 B : > 100 C : 30	> 170	A : 20 B : 30 C : 40 G : 10	100	A : 30 B : 60 C : 50	140	A : 30 B : > 55 C : 35 G : 5	> 125
J ₁	A : 30 C : 70	100	A : 40 B : 10 C : 20 D : 70	140	A : 30 B : 10 C : 50 D : 30	120	A : 10 B : 20 C : 20	50	A : 27,5 B : 10 C : 40	= 102,5
J ₂	A : 20 C : 30	50	A : 10 B : 10 C : 10	30	A : 20 B : 10	30	A : 10 B : 10 C : 30	50	A : 15 B : 7,5 C : 17,5	= 40
J ₃	A : 20 B : 20 C : 20	60		0	A : 20 B : 40 C : 10	70	A : 20 B : 10 C : 20	50	A : 15 B : 17,5 C : 12,5	= 45
J ₄	A : 40 B : 20 C : 10	70		0	A : 10 B : 20	30	B : 50	50	A : 12,5 B : 22,5 C : 2,5	= 37,5
J ₅	A : 20 D : 10 E : 10 F : 10	50	A : 20 E : 30	50	A : 10 E : 10	20		0	A : 12,5 D : 2,5 E : 12,5 F : 2,5	= 30
J ₆	B : 10 E : 10 F : 10	30	A : 10	10	B : 10 E : 30 F : 20	60		0	A : 2,5 B : 5 E : 10 F : 7,5	= 25
J ₇	F : 20 H : 10 I : 20	50		0	B : 10 F : 20 H : 10 I : 30	70	F : 50 I : 20	70	B : 2,5 F : 22,5 H : 5 I : 17,5	= 47,5
J ₈	B : 20 C : 100 D : 100 H : 20	240		0	B : 20 F : 100	120	C : 20 H : 50	70	B : 10 C : 30 D : 25 F : 25 H : 17,5	= 107,5
J ₉	C : 30	30	D : 30	30	C : 30	30	B : 10 C : 30	40	B : 2,5 C : 22,5 D : 7,5	= 32,5

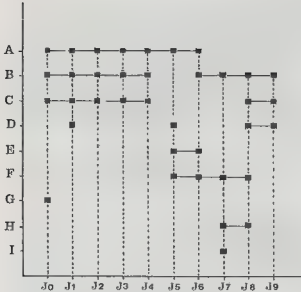


FIG. — Données sur la microflore fongique en fonction de l'âge des oeufs (légendes dans le texte)

Data on chorionic Fungi according to egg-care period.

2.2. FUNGIDE L'ENVIRONNEMENT DES PONTES

2.2.1. Fungi des pondoires témoins

Les UFC présentes sur les pondoires-témoins n'ont pas été dénombrées. Quatre genres de Moisissures ont été identifiés : *Mucor*, *Penicillium*, *Cladosporium*, *Ambrosiella*.

2.2.2. Fungi des femelles témoins

Les cultures obtenues à partir du tube digestif de la femelle au 5ème jour de la période de soins, ont permis la mise en évidence de *Cladosporium* et de *Scopulariopsis*. Sur les milieux ensemencés à partir de l'autre femelle, *Scopulariopsis* et *Penicillium* se sont développés.

En ce qui concerne l'expérimentation où des femelles séparées de leur ponte entre J0 et J8 ont séjourné sur la gélose, les Moisissures ne se sont pas développées (2).

3 — INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

3.1. DONNÉES ÉCOLOGIQUES SUR LES FUNGI DE L'OEUF ET DE SON ENVIRONNEMENT

Des données écologiques collectées dans la littérature concernent la provenance des Fungi de l'oeuf et leurs relations avec les substrats présents dans l'élevage (grains de sable, Insectes vivants ou morts, supports de nature cellulosique).

3.1.1. En premier lieu, à l'exception d'*Ambrosiella*, tous les Champignons sont inventoriés dans les sols, et pour la plupart, dans les dunes et les sédiments marins (tableau II). Leur transmission par l'atmosphère est commune (DOMSCH *et al.*, 1980).

● *Penicillium sp.*, *Scopulariopsis brevicaulis*, *Paecilomyces lilacinus* et *Mucor hiemalis* sont, par excellence, des Fungi typiques des sols (DOMSCH *et al.*, 1980). *Aspergillus tamaris*, plus particulièrement inféodé aux régions chaudes, a été également repéré dans de la pâte à papier (LEPIDI, 1966) et sur des tissus en coton (WHITE *et al.*, 1948).

● *Cladosporium herbarum* s'installe sur des végétaux morts (ELLIS, 1971 ; VRIES, 1952) ou vivants. Dans ce dernier cas, par exemple sur des feuilles de *Populus sp.* attaquées par *Melampsora laricipopulina*, *Cladosporium herbarum* est donné comme hyperparasite (SHARMA et HEATHER, 1981a, 1981b).

● *Stachybotrys chartarum* est considéré comme un des principaux destructeurs de la cellulose, capable d'utiliser le papier filtre comme substrat (MOREAU et MOREAU, 1951 ; DOMSCH, 1960).

● *Acremonium fusidioides* n'est pas très commun dans les sols (DOMSCH *et al.*, 1980) ; il a parfois été signalé sur des excréments (NICOT, 1968 ; GAMS, 1971).

3.1.2. En second lieu, il ressort que tous les Champignons de l'oeuf sont signalés sur des Insectes : Insectes vivants, cadavres ou dépouilles chitineuses enfouies dans le sol (Tableau II). *Paecilomyces lilacinus* et *Stachybotrys chartarum* sont d'ailleurs capables de dégrader la chitine (DOMSCH, 1960 ; OKAFOR, 1967). Cependant le chorion de l'oeuf, exempt de chitine, constitue un autre type de substrat (3).

Le genre *Ambrosiella* reste strictement inféodé à des Insectes, et jusqu'ici, il est exclusivement décrit chez des Scolytes, les « Ambrosia beetles » (BRADER, 1964 ; BATRA, 1967 ; FRENCH et ROEPER, 1972 ; NORRIS, 1979 ; KOK, 1979). Chez *Xylosandrus germanus*, *Ambrosiella hartegi* a été identifié dans le mycangium des femelles et à partir des galeries du Coléoptère (WEBER et McPHERSON, 1984) : le Champignon a un rôle nutritif pour les larves et les adultes.

(2) A ce propos, nous signalons un comportement de la femelle qui ne saurait être mis en évidence dans sa biologie. En effet, la gélose a été recouverte par un voile microbien (levures et bactéries) et cela, avant d'avoir été diaphoré par la femelle au moyen des piques buccales et surtout des pattes. Cette diaphorisation du milieu s'est solée par la confection de bouillottes transuocées qui demeurent transuocées. La femelle lui met en tas.

(3) Rappelons que c'est *Mucor racemosus* qui a été observé dans une population de *Labidura riparia* (WEIDNER, 1941).

TABLEAU II

*Données sur l'écologie des Fungi de l'oeuf : biotope et substrats**Ecological data on eggs Fungi : biotopes and substrates*

	ENVIRONNEMENT NATUREL DE <i>LABIDURA RIPARIA</i>	SUBSTRATS BIOLOGIQUES	
		CHITINE	CELLULOSE (produits manufacturés)
A <i>Cladosporium herbarum</i>	● Dunes littorales MOREAU et MOREAU, 1941 BROWN, 1958 NICOT, 1958 ● Sur Salicornes PUGH, 1960	● Sur Abeilles BATRA <i>et al.</i>, 1973	● Sur pulpe de bois ROBACK, 1932 WANG, 1961 WANG, 1965 SASAKI et YOSHIDA, 1971
II <i>Penicillium sp.</i>	● Ubiquiste, dunes littorales BROWN, 1958	● Sur Insectes divers MUELLER-KOEGLER et HUGER, 1960 BATRA <i>et al.</i>, 1973 CHRISTEN, 1975	
C <i>Scopulariopsis brevicaulis</i>	● Dunes littorales BROWN, 1958 WOHLRAB <i>et al.</i>, 1963 ● Milleux littoraux salés ROTH <i>et al.</i>, 1964	● Sur cadavres d'Insectes BATRA <i>et al.</i>, 1973 ● Sur Collemboles CHRISTEN, 1975	● Sur pâte à papier LEPIDI, 1966 ● Sur coton, textiles MCGINNIS <i>et al.</i>, 1975
D <i>Paecilomyces lilacinus</i>	● Dunes littorales DOMINIK et MAJCHROWICZ 1965	● Sur Insectes tropicaux SAMSON, 1974 ● Sur cadavres d'Insectes DORMSCH, 1960 OKAFOR, 1967	
E <i>Mucor hiemalis</i>	● Dunes littorales MOREAU et MOREAU, 1941 BROWN, 1958 WOHLRAB <i>et al.</i>, 1963 (<i>M. racemosus</i> sur <i>L. riparia</i>, WEIDNER, 1941)	● Sur cadavres d'Insectes GRAY et BAXBY, 1968	(<i>M. racemosus</i> sur <i>L. riparia</i>)
F <i>Ambrosiella</i>		● Associé à des Scolytes BRADER, 1964 BATRA, 1967 FRENCH et ROEPER, 1972 NORRIS, 1979 KOK 1979	
G <i>Stachybotrys chartarum</i>	● Dunes littorales MOREAU et MOREAU, 1941 BROWN, 1958 NICOT, 1958 PUGH <i>et al.</i>, 1963 ● Sur des Salicornes PUGH, 1960	● Sur chitine DOMSCH, 1960	● Sur papier filtre MOREAU et MOREAU, 1951 RYBAKOVA, 1955 DOMSCH, 1960 ● Sur fibres textiles BONEH, 1953 MARSH <i>et al.</i>, 1949
H <i>Aspergillus tamaris</i>	● Sur des sédiments d'estuaires BORUT et JOHNSON, 1962	● Sur Insectes divers RAPER <i>et al.</i>, 1965 KENNETH <i>et al.</i>, 1971 BATRA <i>et al.</i>, 1973	● Sur pulpe de bois LEPIDI, 1966 ● Sur coton WHITE <i>et al.</i>, 1948
I <i>Acremonium fusoides</i>		(<i>A. zeylanicum</i> sur <i>Aphis brassicae</i> CHOWDHRY et VARSHNEY, 1983)	

3.1.3. Au total, mis à part *Ambrosiella*, — non déterminé jusqu'au niveau spécifique et dont la provenance n'est pas élucidée —, la microflore chorionique de *Labidura riparia* comporte des champignons très communs dans les sols. Ubiquistes ou non, la plupart des Champignons sont inventoriés dans le milieu sableux ou le domaine des Salicornes (tableau II) où vit essentiellement *Labidura riparia*. Ces Fungi trouvent dans l'élevage des conditions ambiantes favorables (température, humidité, substrats) puisqu'en particulier leur optimum thermique se situe entre 24 et 28°C (DOMSCH *et al.*, 1980)

3.2. LES CHANGEMENTS DANS LE COMPLEXE FONGIQUE : ANALYSE CRITIQUE

Nous examinerons ici les problèmes méthodologiques et autres que se posent dans l'interprétation des données expérimentales.

Au cours des soins, les changements dans le cortège fongique de l'oeuf ont été appréciés de façon statique par identification des souches et dénombrement des U.F.C.

Le dernier paramètre pris en compte :

- ne traduit pas le nombre exact de germes viables présents sur l'oeuf ; les ensemencements peuvent en effet assurer le développement des spores, et celui de mycéliums présents (BROUSSE-GAURY, 1982a) mais fragmentés au cours du broyage des oeufs ; de ce fait, la pollution fongique risque d'être surestimée ;

- à une portée restreinte puisqu'il est établi à partir de prélèvements limités à 5 oeufs ;

- rapporté à l'oeuf, s'applique en fait à des substrats chorioniques de plus en plus importants au cours de la période de soins, du fait du gonflement des oeufs.

Quoi qu'il en soit, ce paramètre contribue à suggérer au niveau des Fungi des variations de densité, alliées à la succession des espèces. Ces deux processus, dans leur déroulement temporel, sont à rapporter à la biologie propre des divers Champignons et, même, à de possibles interactions compétitives. Leur interprétation dynamique reste difficile, compte tenu de la pluralité des facteurs interagissants : la pollution des lieux de ponte ; le substrat «oeuf en développement» ; les activités de soins de la femelle. La difficulté est amplifiée par le caractère de stabilité relative inhérent à tous ces facteurs. En effet :

- l'état sanitaire de l'environnement immédiat des oeufs,
- celui du cadre spatial où sont enfermés la femelle, le pondeur et la ponte —, reste soumis à de possibles contaminations externes lors de chaque prélèvement d'oeufs ;

- au niveau du chorion porteur des secrétats des oviductes (BROUSSE-GAURY, 1982a; OLIVIER, 1983) et des produits du métabolisme microbien, des transformations biochimiques restent probables, d'une part, sous l'influence de la salive de la femelle et, d'autre part, sous l'influence des Champignons et des Bactéries, «actifs agents de bioconversion» (MOREAU, 1974). En corrélation, la sensibilité du chorion à la colonisation fongique peut varier à l'égard des différentes souches ;

- en ce qui concerne les soins, ils conservent la même forme en dépit du gonflement des oeufs. Ces derniers sont léchés, palpés, remués, transportés, mis en tas. Mais l'importance relative de chaque acte varie au cours des 10 jours (VANCASSEL, 1974), et partant, son efficacité, sélective ou non, au niveau des Fungi chorioniques.

3.3. LES CHANGEMENTS DANS LE COMPLEXE FONGIQUE DE L'OEUF : FACTEURS MIS EN CAUSE

Certains des résultats indiqués précédemment méritent de retenir l'attention. Il s'agit de données biécologiques, éthologiques ou éthophysologiques.

3.3.1. Les Fungi de l'environnement

Le fait que quatre genres de Moisissures (*Mucor*, *Penicillium*, *Cladosporium* et *Ambrosiella*), présents sur l'oeuf, aient été retrouvés sur les pondeurs-témoins introduits dans l'élevage, n'est pas étonnant (4).

Dans nos conditions expérimentales, cela confirme que les pontes peuvent se contaminer au contact du substrat des pondeurs (papier filtre et coton hydrophile) à partir de germes initialement présents ou secondairement transportés en ces lieux par les Forficules ou des Acariens.

Il ressort que la microflore fongique de l'oeuf est sous la dépendance de l'état sanitaire de l'environnement avec, bien entendu, des possibilités de «recyclage» sous l'effet mécanique des soins et lors du déplacement des oeufs.

Signalons que les Moisissures les plus fréquemment repérées sur des oeufs séparés de la mère au cours des soins sont des *Mucorales* (dont la croissance est rapide : DOMSCH *et al.*, 1980), des *Penicillium* et *Aspergillus*. Le manque d'information sur les interactions entre les Fungi ne permet pas de savoir si ces formes inhibent ou masquent d'autres Moisissures.

Par contre, *Cladosporium herbarum*, en culture pure, permet le développement des oeufs de *L. riparia* soustraits aux soins de la femelle (GOUDEY-PERRIER *et al.*, 1985). Son rôle vis-à-vis des autres Fungi du chorion reste néanmoins à préciser : ses effets antagonistes sont signalés à l'égard de *Fusarium culmorum* (DOMSCH et GAMS, 1968) et *Sporothrix schenckii* (BLUNT et BAKER, 1968), Champignons du sol, et ses effets inhibiteurs dans la germination des urédospores de *Melampsora larici-populi* (SHARMA et HEATHER, 1981a et b).

Au total, *C. herbarum*, — mis en évidence, au laboratoire, sur l'oeuf, durant les six premiers jours (tableau I) —, est potentiellement apte à contrôler la dynamique de colonisation du substrat chorionique. Comme il a été repéré sur des Salicornes (PUGH, 1960), dans la «sansouire» des bords de la Méditerranée, biotope naturel de notre souche de *L. riparia*, il est permis de supposer que ses propriétés s'expriment à l'égard des Fungi de l'oeuf.

3.3.2. Importance de facteurs éthologiques et éthophysologiques

Il est illusoire de spéculer sur les changements dans la microflore chorionique sans en connaître les rouages principaux. Sur ce dernier point, nous avons évoqué la pluralité des facteurs interagissants, en raisonnant souvent dans l'abstrait. Il apparaît nécessaire de simplifier et de ne retenir que l'essen-

(4) Il reste que la découverte d'*Ambrosiella* dans les pondeurs-témoins soulève à nouveau le problème de sa provenance. On peut se demander si *Ambrosiella* ne désigne pas une forme du Champignon géomorphe *Fusarium* sp. (NORRIS, 1979). Ce Champignon du sol dégradant la chitine (DOMSCH *et al.*, 1980) est signalé chez des Scolytes (NORRIS, 1979) et sur les oeufs de *Labidura riparia* (CAUSSANEL, 1971).

tiel, à savoir l'influence des activités de soins de la femelle. Nous avons recueilli des informations utiles.

La première est que les femelles sont porteuses de germes. Il suffit pour s'en assurer d'observer, en microscopie électronique à balayage, leurs pattes par exemple : des spores adhérentes aux sensilles. Des U.F.C. sont aussi mises en évidence à partir du tube digestif (mettant en cause l'absorption de germes au cours de la prise alimentaire, du toilettage ou des soins). Cependant, aucun développement fongique n'est observé sur la gélose à la surface de laquelle la femelle s'est déplacée. Il semble en être de même sur les fèces solides émises par les Insectes dans le milieu, cette dernière observation restant toutefois à confirmer.

Cet ensemble de faits laisse place à l'hypothèse d'un effet inhibiteur, induit par la femelle, sur le développement des Fungi (5). Il est prématuré de qualifier ces effets antifongiques mettant en cause les pattes (ou des zones tégumentaires entrant en contact avec le substrat) et le tube digestif (par l'intermédiaire des fèces). Effets fongicides ou fongistatiques, le problème reste, tant qu'au niveau du développement des Fungi, les stades affectés ne sont pas reconnus.

La seconde information est que les effets des soins pourraient ne pas se limiter aux influences mécaniques et chimiques, couramment admises, des brossages et léchages... Le rôle des « contacts assez fréquents lors des soins entre la ponte et l'extrémité abdominale de la mère » (OLIVIER, 1983) est à considérer. Les contacts répétés sont rapportés aux dépôts réguliers d'un médiateur chimique contenu dans les sécrétats des oviductes et mis en cause dans l'entretien des activités de soins (OLIVIER, 1983). Actuellement, l'origine exacte des dépôts suspectés sur l'oeuf n'est pas attribuée et leur propriété ne sont pas, bien entendu, connues. Cela permet de souligner le problème de la signification des contacts vis-à-vis de l'oeuf, puisque ces contacts sont intégrés dans les activités de soins. Au niveau de la microflore du chorion, en complément des incidences mécaniques évidentes des contacts, rien n'exclut *a priori* l'influence des sécrétats provenant ou non des oviductes.

La dernière information a trait à l'importance relative de chaque acte, au cours du cycle de soins. En particulier, il est dit que le léchage et le brossage qui lui est associé sont plus importants après la ponte et avant l'éclosion que pendant la période transitoire (VANCASSEL, 1974). C'est ce que nous avons également constaté. En ce sens, les niveaux de contamination fongique appréciés au cours de l'embryogenèse (Tableau I) peuvent être corrélés à l'intensité des soins.

Indépendamment de la valeur informative de cet indice, le protocole expérimental mis en oeuvre risque de ne pas avoir assuré la normalité des rapports entre la femelle et sa ponte :

— le rythme des activités de léchage — brossage des femelles peut avoir été perturbé à la suite des successives anesthésies réalisées afin de procéder aux prélèvements des oeufs. De fait, deux jours avant l'éclosion, les femelles semblent relâcher les soins ;

— par ailleurs, si les interventions quotidiennes n'ont pas déclenché un comportement d'oophagie chez les quatre femelles, rien n'exclut qu'elles n'aient pas modifié leur réceptivité aux stimuli émanant des pontes. Ces dernières n'ont d'ailleurs pas eu la même valeur stimulante au cours des 10 jours, puisque le nombre d'oeufs a diminué régulièrement.

Quoi qu'il en soit, il semble que la femelle maintienne une certaine pression sur les niveaux de pollution fongique de

l'oeuf en développement : *Stachytotrys chartarum* n'est mis en évidence sur l'oeuf que le premier jour ; *Scopulariopsis brevicaulis* et *Paecilomyces lilacinus* sont irrégulièrement présents au cours du cycle de soin. Il reste donc malgré tout délicat d'assurer l'effet sélectif des activités de la femelle au niveau de germes, compte tenu des possibilités permanentes de contamination.

CONCLUSION

Chez *Labidura riparia*, espèce ovipare soignant ses oeufs, il convient de mettre l'accent sur le rôle prépondérant des champignons microscopiques dans les conditions du développement de l'oeuf.

Au laboratoire, l'analyse de la microflore du chorion au cours de l'embryogenèse suggère des relations entre ses caractères démographiques, l'état sanitaire de l'environnement et les activités de soins de la femelle. Cela aide à comprendre pourquoi l'harmonie des facteurs interagissants est indispensable au développement des pontes.

Dans le biotope naturel de *Labidura riparia*, tous ces facteurs sont également susceptibles d'interférer, en particulier les Moisissures présentes, pour la plupart, dans les zones sableuses.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BATRA (L.R.), 1967. — Ambrosia fungi : A taxonomic revision, and nutritional studies of some species. *Mycologia*, 59, p. 976-1017.
- BATRA (L.R.), BATRA (S.W.T.) et BOHART (G.E.), 1973. — The mycoflora of domesticated and wild Bees (Apoides). *Mycopath. Mycol. appl.*, 49, p. 13-44.
- BLUNT (F.L.) et BAKER (G.E.), 1968. — Antimycotic activity of fungi isolated from Hawaiian soils. *Mycologia*, 60, p. 559-570.
- BONEH (SH.), 1953. — Contribution to the knowledge of some textile destroying fungi in Israel. *Palest. J. Bot., sér. J*, 6, p. 107-113.
- BORUT (SH.Y.) et JOHNSON (R.W. Jr.), 1962. — Some biological observations on fungi in estuarine sediments. *Mycologia*, 54, p. 181-193.
- BRADER (L.), 1964. — Étude de la relation entre le scolyte des rameaux du caféier, *Xyleborus compactus* Eichh. (*X. merstatti* Hag.) et sa plante hôte. *Dissert. Wageningen*, 109 p.
- BROUSSE-GAURY (P.), 1982a. — Déterminisme du comportement maternel de *Labidura riparia* Pallas (Insecte, Dermaptère). *Ann. Sc. Nat., Zool., Paris*, 13ème série, 4, p. 1-23.
- BROUSSE-GAURY (P.), 1982b. — Sur l'existence d'une glande tibiale chez *Labidura riparia* Pallas et *Forficula auricularia* L. (Insectes, Dermaptères). *C.R. Acad. Sc., Paris*, 297, sér. III, p. 203-208.
- BROWN (J.C.), 1958. — Soil fungi of some British sand dunes in relation to soil type and succession. *J. Ecol.*, 46, p. 641-664.
- CAUSSANEL (C.), 1966. — Étude du développement larvaire de *Labidura riparia* (Derm., Labiduridae). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 2, 469-498.
- CAUSSANEL (C.), 1971. — La fécondité du Forficule des plages, *Labidura riparia* (Insecte, Dermaptère), son cycle reproducteur près d'Arcachon (Gironde). *Vie et Milieu, Suppl.* 22, p. 783-802.
- CAUSSANEL (C.), 1975. — Cycles reproducteurs de la femelle de *Labidura riparia* (Insecte, Dermaptère) et leurs contrôles neuroendocrines. *Doctorat-ès-Sciences*, Université Paris VI, 1975, 127 p.

(5) En fait on peut plus exactement dire que les effets antimicrobiens qui doivent être évoqués. Ceci est en accord avec les résultats des expériences où la femelle séjourne sur la gélose à diluée le milieu, à l'aide de ses pattes buccales et de ses parties

- CHOWDHRY (P.N.) et VARSHNEY (J.L.), 1983. — *Acremonium zeylanicum* — a new record of Entomogenous fungus from India. *Current Science*, August 20, 52, p. 780-781.
- CHRISTEN (A.A.), 1975. — Some fungi associated with Collembola. *Revue Ecol. Biol. Sol.*, 12, 723-728.
- DOMINIK (T.) et MAJCHROWICZ (I.), 1965. — Second contribution to the knowledge of keratinolytic and keratinophilic soil fungi in the region of Szczecin. *Ekol. Pol.*, Ser. A, 13, p. 415-447.
- DOMSCH (K.H.), 1960. — Das Pilzspektrum einer Bodenprobe. 3. Nachweis der Einzelpilze. *Arch. Mikrobiol.*, 35, p. 310-339.
- DOMSCH (K.H.) et GAMS (W.), 1968. — Die bedeutungsvollen fruchttauglichen verschiebungen in der bodenmikroflora. 2. Antagonistische einflüsse auf pathogene bodenpilze. *Phytopath. Z.*, 63, p. 165-176.
- DOMSCH (K.H.), GAMS (W.) et TRAUHE-HEIDI ANDERSON, 1980. — *Compendium of soil fungi*. Vol. I, Acad. Press, London, 859 p.
- ELLIS (M.B.), 1971. — Dematiaceae Hyphomycetes. *Commonw. Mycol. Inst.*, 608 p.
- FRENCH (J.R.J.) et ROEPER (R.A.), 1972. — *In vitro* culture of the ambrosia beetle *Xyleborus dispar* (Coleoptera: Scolytidae) with its symbiotic fungus *Ambrosiella haritgii*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 65, p. 719-721.
- GAMS (W.), 1971. — *Cephalosporium* — artige schimmelpilze (Hyphomycetes). G. Fischer, Stuttgart.
- GOUDEY-PERRIERE (F.), JAHIER (V.), FOURNIAT (J.), ROQUEBERT (M.F.) et BROUSSE-GAURY (P.), 1985. — *Cladosporeum herbarum* Pers. Link ex Gray (Fungi imperfecti, Dematiaceae) et développement des oeufs de *Labidura riparia* Pallius (Dermatoptera, Labiduridae) privés de soins maternels. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 301, III, 13-16.
- GRAY (T.R.G.) et BAXBY (P.), 1968. — Chitin decomposition in soil. 2. The ecology of chitinoclastic micro-organisms in forest soil. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 51, p. 293-309.
- KENNETH (R.), WALLIS (G.), OLMERT (Y.) et HALPERIN (J.), 1971. — A list of entomogenous fungi of Israel. *Israel J. Agric. Res.*, 21, p. 63-66.
- KOK (L.T.), 1979. — Lipids of Ambrosia Fungi and the life of mutualistic Beetles. In: *Insect - Fungus symbiosis. Nutrition, Mutualism, and Commensalism*, L.R. Batra édit. p. 33-52, Allahé, Osmun, Montclair, NJ.
- LEPIDI (A.A.), 1966. — Ancora sulla presenza di alcuni lieviti e di alcuni funghi a micelio nella pasta-legno e sulla loro attività cellulolitica. *Agricoltura Ital.*, Pisa, 66, p. 45-60.
- LHOSSE (J.), 1941. — Importance relative des soins maternels chez *Forficula auricularia* L. *C.R. Soc. Biol.*, 135, 499-500.
- MARSH (P.B.), BOLLENBACHER (K.), BUTLER (M.L.) et RAPER (K.B.), 1949. — The fungi concerned in fiber deterioration. 2. Their ability to decompose cellulose. *Text. Res. J.*, 19, p. 462-484.
- MCGINNIS (M.R.), NILSON (A.D.) et WARE (L.L.), 1975. — Mycotic biodegradation associated with the movement and storage of commercially handled household goods. *Mycopathologia*, 57, p. 41-45.
- MOREAU (C.), 1974. — *Moississures toxiques dans l'alimentation*. Masson édit., Paris, 471 p.
- MOREAU (C.) et MOREAU (F.), 1941. — Première contribution à l'étude de la microflore des dunes. *Revue Mycol.*, 6, p. 49-94.
- MOREAU (C.) et MOREAU (M.), 1951. — Sur quelques Hyphomycètes. *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 5ème sér., VI, p. 71-82.
- MUELLER-KOEGLER (E.) et HUGER (A.), 1960. — Wundinfektionen bei raupen von malacosoma neustria durch *Pallidus brevicornipacum*. *Z. angew. ent.*, 45, p. 421-429.
- NICOT (J.), 1958. — Quelques Micromycètes des sables littoraux. *Bull. trimest. Soc. Mycol. Fr.*, 74, p. 221-233.
- NICOT (J.), 1968. — Micromycètes de la Maboke. 3. Paecilomycètes *Fusoides* sp. *Nov. Cah. Maboke*, 6, p. 17-18.
- NORRIS (D.M.), 1979. — The mutualistic Fungi of Xyleborini Beetles. In: *Insect - Fungus symbiosis. Nutrition, Mutualism, and Commensalism*, L.R. Batra édit., p. 53-63, Allahé, Osmun, Montclair, NJ.
- OKAFOR (N.), 1967. — Decomposition of chitin by microorganisms isolated from a temperate and a tropical soil. *Nova Hedwigia*, 13, p. 209-226.
- OLIVIER (A.), 1983. — Rôle des oeufs et des voies génitales dans le comportement maternel chez *Labidura riparia* (Dermatoptère). *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 19, 209-222.
- PUGH (G.J.F.), 1960. — The fungal flora of tidal mud flats. In: *Ecology of soil fungi*. Parkinson D. et Waid J.S. édit., Liverpool Univ. Press, p. 202-208.
- PUGH (G.J.F.), BLAKEMAN (J.P.), MORGAN-JONES (G.) et EGGINS (H.O.), 1963. — Studies on fungi in coastal soils. 4. Cellulose decomposing species in sand dunes. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 46, p. 565-571.
- RAPER (K.B.) et FENNELL (D.L.), 1965. — *The genus Aspergillus* Williams et Wilkins Co., Baltimore.
- ROBAK (H.), 1932. — Fungal infection in norwegian wood pulp. *Nyt. Mag. Naturvid.*, 71, p. 185-330.
- ROTH (F.J.), ORPURT (P.A.) et AHEARN (D.G.), 1964. — Occurrence and distribution of fungi in a subtropical marine environment. *Can. J. Bot.*, 42, p. 375-383.
- RYBAKOVA (S.G.), 1955. — β — Наил в борьбе с плесневыми грибами пораз кайуотшми раздичной кйлой на бумагий i картоны. *Mikrobiologiya*, XXIV, p. 608-610.
- SAMSON (R.A.), 1974. — *Paecilomyces* and some allied Hyphomycetes. *Stud. Mycol.*, Baarn 6, 119 p.
- SASAKI (Y.) et YOSHIDA (T.), 1971. — Microbiological studies on river pollution. I. On molds in slime of paper mills. *Mem. Fac. Agric. Hokkaido Univ.*, 8, p. 59-70.
- SHARMA (J.K.) et HEATHER (W.A.), 1981a. — Antagonism by three species of *Cladosporeum* to three races of *Melampore larici-populina* Kleb. *Aust. For. Res.*, 11, p. 283-293.
- SHARMA (J.K.) et HEATHER (W.A.), 1981b. — Hyperparasitism of *Melampore larici-populina* by *Cladosporeum tenuissimum* Indian Phytopathology, 34, p. 395-397.
- VANCASSEL (M.), 1967. — Contribution à l'étude descriptive et expérimentale du cycle parental de *Labidura riparia*. *Thèse 5ème cycle*, Rennes, 95 p.
- VANCASSEL (M.), 1973. — Éléments pour l'analyse du cycle parental du Forficule *Labidura riparia* P. (Derm., Labiduridae). *Rev. Comp. Anim.*, 7, p. 53-62.
- VANCASSEL (M.), 1974. — Étude du cycle parental chez *Labidura riparia* (Insecte, Dermatoptère). *Doctorat ès Sciences*, Université de Rennes, 148 p.
- VANCASSEL (M.) et CAUSSANEL (C.), 1968. — Contribution à l'étude descriptive du comportement de *Labidura riparia* (Dermatoptère, Labiduridae). *Rev. Comp. Anim.*, 2, p. 1-8.
- VRIES (G.A.), de, 1952. — Contribution to the knowledge of the genus *Cladosporeum*. *Diss. Univ. Utrecht*, reprint J. Cramer, Leure (1967).
- WANG (C.J.K.), 1961. — Preliminary report on the fungus flora of pulp and paper in New York. *Tappi*, 44, p. 785-788.
- WANG (C.J.K.), 1965. — Fungi of pulp and paper in New York. *Tech. publi. N.Y. St. Coll. For.*, 87, 115 p.
- WEBER (B.C.) et McPHERSON (J.E.), 1984. — The *Ambrosia* fungus of *Xylosandrus germanus* (Coleoptera): Scolytidae. *Can. Ent.*, 116, p. 281-283.
- WEIDNER (N.), 1941. — Vorkommen und Lebensweise des Sandholzwurms *Labidura riparia* Pall. *Zool. Anz.*, 133, p. 185-202.

WHITE (W. L.), DARBY (R. T.), STECHERT (G. M.) et SANDERSON (K.), 1948 — Assay of cellulolytic activity of molds isolated from fabrics and related stems exposed in the tropics. *Mycologia*, **40**, p. 34-54.

WOHLRAB (G.), TUVESON (R. W.) et OLMSTED (C. E.), 1963 — Fungal population from early stages of succession in Indiana dune sand. *Ecology*, **44**, p. 734-740.

ÉVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DE LA COMPOSITION ET DE LA STRUCTURE DE LA COMMUNAUTÉ FRONDICOLE DES ARTHROPODES DU CHÊNE VERT DANS LE MASSIF DES MAURES (Var)*

par Louis BIGOT et Maher KABAKIBI

Laboratoire de Biologie Animale (Écologie), Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme,
Avenue Escadrille Normandie-Niemen — 13397 MARSEILLE Cedex 13, France

MOTS-CLÉS : Arthropodes - Communauté frondicole : composition et structure - Chêne vert - Maures (France).

KEY-WORDS : Arthropoda - Community of canopy : composition and structure - green oak - Maures Mountains (south-east of France).

RÉSUMÉ (Travail original)

Le peuplement de la communauté frondicole du chêne vert des Maures (sud-est de la France), riche de 135 espèces appartenant à 9 ordres d'Arthropodes, a été suivi durant un cycle annuel dans dix parcelles soumises à des facteurs d'exposition, d'altitude, de relief et de végétation différents. Les deux groupes dominants sont les Coléoptères et les Araignées (celles-ci surtout immatures). Les valeurs d'abondance relative de certaines espèces sont élevées en avril et mai (*P. marginatus*) et en octobre (*D. roboris*), ces populations dominantes diminuant alors l'équivalence du peuplement. La pullulation des chenilles de *Catocala nymphagoga* et de *Lymantria dispar* surtout, provoque en juin un excès de biomasse sensible à l'échelle de l'année.

Les différences de structure entre les peuplements du chêne vert et du chêne liège sont en rapport avec une différence d'architecture des deux chênaies dans les Maures, différence caractérisées notamment par des strates de sous-bois plus diversifiées et plus développées dans la suberaie.

INTRODUCTION

Après avoir traité du peuplement de canopée du chêne liège (BIGOT et KABAKIBI, 1987), nous poursuivons notre analyse de la communauté frondicole sur chênes sclérophylles en présentant les résultats de nos recherches sur la yeuse des terrains siliceux. La finalité de ces travaux est de mettre en évidence le degré de similitude entre les peuplements fondicolas de la yeuseraie et de la suberaie, chacune de ces chênaies constituant un écosystème particulier avec son cortège végétal et son environnement spécifique.

ABSTRACT (Original scientific paper)

Spatio-temporal evolution of the composition and structure of canopy populations on green oak in the Maures Mountains (Var, France)

Nine Arthropoda orders (135 species) have been recorded in the green oak canopy in Maures Mountains (south-east of France). Ten stations, in different situations of altitude, relief, exposition and vegetation were sampled monthly. Coleoptera and Spiders (mainly juvenal forms) are dominant.

High values of relative abundance are observed for some species in April and May (*P. marginatus*) and in October (*D. roboris*). The highest biomasses in the year are due to an increasing caterpillar number in June.

Structural differences between populations of the green oak and of the cork oak may result from a different Forest architecture with a greatest density and diversity of bushes and herbs in the cork oak Forest.

Tout comme la suberaie, la yeuseraie des Maures a subi — et continue de subir — l'atteinte de l'incendie ; moins résistante que le chêne liège, qui est mieux protégé par l'épaisseur de son écorce, la yeuse se trouve davantage touchée par le passage des feux (MASUREL, 1964 ; LOISEL, 1976).

Pendant longtemps, les jeunes chênes verts ont été exploités pour leur écorce qui donne un tanin estimé, inférieur cependant en quantité à celui du chêne liège (BOUDY, 1952). Actuellement, la forêt d'yeuse ne conserve plus qu'une valeur patrimoniale.

Le chêne vert est une essence assez plastique qui se développe cependant avec le maximum de vigueur dans la tranche pluviométrique des 700-1200 mm de l'étage méditerranéen humide ; il peut supporter des froids de -15°C à -20°C

* Reçu le 3 mai 1988, accepté le 30 novembre 1988

(BOUDY, 1952). Dans les Maures, d'après LOISEL (1976) la répartition des deux essences dépend de « l'action combinée des facteurs climatiques et édaphiques » : la yeuse s'installe dans les zones sèches du littoral et, vers l'intérieur du massif, dans les zones froides sur substrat rocheux ; le chêne liège prospère sur substrat profond, à humidité plus importante et plus régulière dans l'année.

1 — MÉTHODOLOGIE, CARACTÉRISTIQUES PARCELLAIRES

Les procédés de récolte de la faune et l'exploitation du matériel collecté sont identiques à ceux exposés dans l'étude de la suberaie (BIGOT et KABAKIBI, 1987)

Dix parcelles, dans cinq stations, ont été suivies. Elles se situent (Fig. 1) dans les étages subhumides (col de Babaou, vallon de Valescure) et humide (crêtes) ; leurs caractéristiques de situation et de végétation sont précisées dans la suite (h = hauteur moyennes des arbres ; d = diamètre des arbres ; c = couverture arborée).

Dans la gamme des parcelles étudiées, nous avons retenu un milieu-limite forestier représenté par des bosquets de chênes verts et non par un massif continu. Cet aspect de la yeuseraie ne se retrouve pas dans la constitution de la suberaie des Maures. Cette prise en compte nous permettra de vérifier la structure du peuplement arthropodien frondicole d'un milieu forestier résiduel.



FIG. 1. — Localisation des stations de prélèvements sur le chêne vert dans le Massif des Maures.

Map of the locations where the specimens were collected on green oaks in the Maures.

Station 1 : col de Babaou

Parcelle 1 : rideau d'yeuses autour d'un éboulis sur pente de 45°, exposition sud-est ; h = 8-10 m, d = 15-20 cm, c = 10 %. Station sèche à sous-bois dégradé avec *Rubia peregrina*, *Carex olbiensis*, *Ruscus aculeatus*, *lavandula stoechas*, *Hedera helix*.

Parcelle 2 : sur pente de 50°, exposition sud-ouest ; h = 7, 8 m, d = 15 cm, c = 15 %. Station sèche avec une strate arbustive d'*Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Phillyrea latifolia*, et une strate basse à *Rubia peregrina*, *Ruscus aculeatus*, *Cistus salviaefolius*.

Station 2 : Valescure

Parcelle 3 : sur pente de 35°, exposition est-nord-est, large ouverture latérale ; h = 7-8 m ; d = 8-12 cm, c = 10 %. Chêne liège dominant en hauteur sur sous-bois dégradé avec régénération de ce chêne. Station plus humide, relativement chaude, avec une faible densité d'arbres, sur tranchée pare-feux ; sous-bois avec *Cytisus triflorus*, *Erica arborea*, *Cephalanthera xiphophyllum*, *Saponaria ocimoides*, *Hedera helix*.

Station 3 : Valescure

Parcelle 4 : sur pente de 30-35°, exposition est-nord-est, h = 5-6 m, d = 15-20 cm, c = 10 %, roche-mère apparente. Station humide, plus ou moins chaude, ouverte, sur tranchée pare-feux. Sous-bois à *Phillyrea latifolia*, *Sedum maximum*, *Mycelis muralis*.

Parcelle 5 : sur pente de 20°, exposition nord, h = 6-8 m, d = 10-15 cm, c = 40 %. Station froide, humide, sur tranchée pare-feux avec *Phillyrea latifolia*, *Festuca heterophylla*, *Bunium bulbocastanum*, *Tamus communis*, *Hedera helix*.

Parcelle 6 : sur pente de 20°, exposition nord ; h = 4-6 m, d = 6-8 cm, c = 90 %. Yeuses sous arbousiers (8-10 m) ; station moins humide, froide, en milieu fermé, avec *Erica scoparia*, *E. arborea*, *Teucrium scorodonia*, *Campanula trachelium*.

Station 4 : Valescure

Parcelle 7 : pente de 35°, exposition nord ; h = 3-6 m, d = 6-8 cm, c = 10 %. Chênes verts en sous strate de chênes verts plus âgés, chênes pubescents, châtaigniers. Station très humide et froide avec sous-bois à *Ilex aquifolium*, *Brachypodium sylvaticum*, *Melica uniflora*, *Mycelis muralis*.

Parcelle 8 : pente à 10°, exposition ouest, sous chênes pubescents de 12 m ; h = 6-8 m, d = 10-12 cm, c = 20 % ; Station sèche, froide avec *Arbutus unedo*, *Euphorbia amygdaloides*, *Hedera helix*, *Saponaria ocimoides*.

Station 5 : les crêtes, yeuses dispersées sur tranchées pare-feux, roche-mère apparente, domaine de la chênaie blanche.

TABLEAU I
Inventaire des espèces frondicoles du chêne vert
List of species found in the canopy of the green oak

MYRIAPODES	Planipennes	Lépidoptères
Ommatolulidae <i>Ommatolulus sabulosus</i> Linné	Hemeroptidae <i>Anosochrysa carnea</i> Stephens	Lymantiridae <i>Lymantira dispar</i> Linné Gelechiidae <i>Teleiodes decorella</i> Haworth
ARACHNIDES	Coléoptères	Hyménoptères
Opilion	Cantharididae <i>Malthodes</i> sp.	Myrmecidae <i>Crematogaster scutellaris</i> Olivier <i>Leptothorax exilis</i> Emery
Phalangidae <i>Phalangium opilio</i> Linné <i>Odiellus spinosus</i> Bosc.	Malachidae <i>Sphinginus lobatus</i> Olivier <i>Attalus analis</i> Erichson	Formicidae <i>Componotus cruentatus</i> Latreille <i>C. fallax</i> Nylen <i>C. lateralis</i> Olivier <i>C. truncatus</i> Spinola <i>Formica fusca</i> Linné <i>F. gagates</i> Latreille <i>Lasius alienus</i> Forster <i>L. emarginatus</i> Olivier
Araignées	Dasytidae <i>Hoplocnemis vires</i> Suffrian <i>H. aevius</i> Kiesenwetter <i>Danacena pallipes</i> Panzer	Thysanoptères Phlaeothripidae <i>Haplothrips phyllireae</i> Bagnali
Dictynidae <i>Dicyna puella</i> Simon	Cleridae <i>Opilo mollis</i> Linné	Psocoptères Sienopsocidae <i>Stenopsocus immaculatus</i> Stephens
Drassidae <i>Aphantaulax cinctus</i> L. Koch <i>Zelotes rubicundulus</i> Simon	Elateridae <i>Cardiophorus biguttatus</i> Olivier <i>Melanotus tenebrarius</i> Erichson <i>Cidnopus minutus</i> Linné <i>Limonium quercus</i> Olivier <i>Athous puncticollis</i> Kiesenwetter	Elipsocidae <i>Elipsocus warwoodi</i> Mac Lachlan <i>E. hyalinus</i> Stephens
Therididae <i>Epirinus maculipes</i> Cavanaugh <i>Theridion tinctum</i> Walkenaer <i>T. gematae</i> Simon <i>T. denticulatum</i> Walkenaer <i>Mangora aculeypha</i> Walkenaer	Buprestidae <i>Corobius florentinus</i> Herbst <i>Coccinellidae</i> <i>Rhizobius chrysomeloides</i> Herbst <i>Pullus subvillosus</i> Goetz <i>Adalia decempunctata</i> Linné <i>Coccinella septempunctata</i> Linné <i>Synharmonia lyncea</i> Linné <i>Halysia sedecimpunctata</i> Linné <i>Myrrha octodecimpunctata</i> Costa <i>Exochomus quadripustulatus</i> Linné	Myoposidae <i>Rhaptoneura eatoni</i> Mac Lachlan
Argiopidae <i>Aranus bituberculatus</i> Clerck <i>A. diadematus</i> Clerck <i>A. cornutus</i> Clerck <i>A. redii</i> Scopoli <i>A. cucurbitinus</i> Pallas <i>Cycloa conica</i> Pallas	Bostrychidae <i>Xylotites reclusi</i> Olivier	Mesoposidae <i>Mesoposocus duboscqui</i> Badonnel
Linyphiidae <i>Linyphia</i> sp.	Anobiidae <i>Anobium punctiatum</i> De Geer <i>Ochna piluloides</i> Marsham	Trichopsocidae <i>Trichopsocus dalm</i> Mac Lachlan
Oxyopidae <i>Oxyopes lineatus</i> Latreille	Ptinidae <i>Pinus irroratus</i> Kiesenwetter <i>P. bulens</i> Olivier	Peripsocidae <i>Peripsocus reductus</i> Badonnel <i>Ectopsocus briggit</i> Mac Lachlan
Eosparassidae <i>Olios spongitaris</i> Dufour	Hylophilidae <i>Hylophilus neglectus</i> J. du Val	Psocidae <i>Amphiteronia contaminata</i> Stephens <i>Blasie conspurcata</i> Rambur <i>Psococerasis gibbosus</i> Sulzer <i>Loeusta variegata</i> Latreille
Clabionidae <i>Anypheana sabina</i> L. Koch <i>Chiracanthium sordiditzi</i> L. Koch <i>C. striolatum</i> Simon <i>Clabiona brevipalpis</i> Blackwell <i>C. leucaspis</i> Simon <i>C. genevensis</i> C. Koch	Mordellidae <i>Mordellistena micans</i> Germar	Hétéroptères Pentatomidae <i>Euryschema ornata</i> Linné <i>Pulmona praxina</i> Linné <i>Rhaphigaster incarnatus</i> Germar <i>R. griseus</i> Fabricius
Thomisidae <i>Tmarus piger</i> Walkenaer <i>T. stictus</i> Simon <i>Thomisus ornatus</i> Walkenaer <i>Xysticus lano</i> C. Koch <i>Synema globosum</i> Fabricius <i>Philodromus dispar</i> Walkenaer <i>P. rufus</i> Walkenaer <i>P. collinus</i> C. Koch	Melandryidae <i>Conopalpus brevicollis</i> Kraatz	Coreidae <i>Gonocerus junperi</i> Herrich-schaffer <i>Corimoris hirticornis</i> Fabricius
Salicidae <i>Dendryphantes rudicollis</i> Walkenaer <i>Icius hamatus</i> C. Koch <i>Carthous bicolor</i> Walkenaer	Alleculidae <i>Pseudocistella ceramboides</i> Linné <i>Isomira murina</i> Linné	Lygaeidae <i>Ophthalmodius eruthrocephalus</i> Lucas <i>Kleidocerys orca</i> Hoefer <i>Macropsalis fuscata</i> Herrich-schaffer
INSECTES	Orthoptères	Homoptères
Dictyoptères	Tenebrionidae <i>Nalassus atrinervis</i> Kuster	Anthrenidae <i>Anthrenus nemoralis</i> Fabricius <i>Brachystyles parvicornis</i> Costa
Ectobiidae <i>Ectobius lividus</i> Fabricius <i>Loboptera decipiens</i> Germar	Cerambycidae <i>Callimus angularis</i> Schrank <i>Pogonochaerus denatus</i> Piller	Miridae <i>Deraeocoris lutescens</i> Schiller <i>Campobrochus punctulatus</i> Fallén <i>Mimocoris coarctatus</i> Mulsant et Rey
Phaneropteridae <i>Barbitistes fisheri</i> Yersin	Chrysomelidae <i>Lachnaea sexpunctata</i> Scopoli <i>Psyllodes chrysocephala</i> Linné	Psyllidae <i>Psylla mali</i> Forst
Meconemidae <i>Cyrtaspis variopecta</i> Costa	Bruchidae <i>Bruchidius nanus</i> Germar	Aphididae <i>Dryaphis roboris</i> Linné
Tettigoniidae <i>Tettigonia viridissima</i> Linné	Curculionidae <i>Apion rufirostre</i> Fabricius <i>Polydrusus marginatus</i> Stephens <i>P. cervinus</i> Linné <i>Megalurarmigera</i> Fourcroy <i>Curculio glandium</i> Marsham <i>Rhynchaeus erythropus</i> Germar <i>R. irroratus</i> Kiesenwetter <i>Atelabus nitens</i> Scopoli <i>Rhynchites aeneovirens</i> Marsham	Coccidae <i>Kermococcus ulcis</i> Linné
Mogoplistidae <i>Arachnocephalus vestitus</i> Costa		

Parcelle 9 : pente de 10°, exposition sud, ouverte, h = 5-6 m, d = 20 cm, c = 10 %. Station sèche, froide en hiver. Sous-bois en voie de régénération avec *Erica arborea*, *Cistus salviaefolius*, *Anthoxanthum odoratum*, *Dianthus virgineus*.

Parcelle 10 : pente de 10°, exposition sommitale ; très variée, ouverte ; h = 4-6 m, d = 15-20 cm, c = 10 %. Station sèche ; yeuses en bosquet. Végétation basse à *Helychrysium stoechas*, *Andryala integrifolia* et *Aira cupaniana*.

2 — COMPOSITION DU PEUPLEMENT (Tabl. I et II)

Nous retenons ici les mêmes groupes zoologiques que ceux qui ont été utilisés dans la note concernant le chêne liège (BIGOT et KABAKIBI, 1987). Le classement des espèces dans les différentes catégories écologiques (frondicoles, floricoles...) repose sur la connaissance de leur biologie d'après les données des auteurs dans la littérature.

TABLEAU II

Richesses spécifiques des peuplements frondicoles sur chêne vert et sur chêne liège en valeurs de catégories écologiques

Species richness of the fauna of the canopy of green oak and cork oak

Nombre d'espèces	chêne vert (135)	chêne liège (167)
Frondicoles strictes	42,9 %	32,8 %
Faune des arbustes	2,9 %	7,1 %
Faune de la strate herbacée	4,4 %	8,2 %
Terricoles	2,2 %	2,9 %
Floricoles	2,9 %	4,7 %

L'inventaire des Arthropodes frondicoles du chêne vert groupe 135 espèces en majorité eurytopes (44,4 %). Le pourcentage des espèces frondicoles strictes (populations dominantes en canopée) est élevé (42,9 %) par rapport à ceux de la strate herbacée (4,4 %) et de la strate arbustive et sous-arbustive (2,9 %). Les floricoles se manifestent peu (2,9 %) et les terricoles sont représentés par trois espèces d'Araignées (2,2 %) à large répartition.

Dans la communauté arboricole phytophage, quatorze espèces (47,4 %) sont hôtes des chênes, sans discrimination d'espèces, avec toutefois une prédilection pour les chênes sclérophylles. Les prédateurs de cette communauté (36,3 %) sont d'une part les Araignées (*Dendryphantas nidicolens*, *Xysticus latio*, *Tmarus stellio*, *Olios spongitaris*, ...), d'autre part les Coléoptères Coccinellidae (huit espèces) auxquelles s'ajoutent deux espèces d'Orthoptères, *Cyrtaspis varipicta* (peu commune) et *Tettigonia viridissima* (un seul spécimen sur chêne vert, mais espèce banale). Parmi les algophages et mycetophages, se rangent les Psocoptères.

La communauté arbustive et sous-arbustive (5,9 %) réunit des espèces de bruyères (*Kleidocerys ericae*, *Dareaeocoris*

lutescens), des genévriers (*Gonocerus juniperi*), des Malvacées (*Aplon rufirostre*), des genêts (*Bruchidius nanus*), du lierre (*Ochina pilinoides*), du ciste à feuilles de sauge (*Macropylax fasciata*). Dans les parcelles où ces espèces végétales sont absentes, les insectes ne sont pas représentés dans le cortège faunistique de la frondaison ; leurs populations sont faibles dans les parcelles sur pare-feux mais elles s'accroissent lorsque la végétation du sous-bois devient plus importante au fur et à mesure de la repousse.

Le Curculionidae *Brachyderes pubescens*, très commun sur la yeuse en zone calcaire, n'a pas été trouvé dans les Maures, ni sur chêne vert ni sur chêne liège.

Un classement des richesses spécifiques par catégories écologiques met en évidence une différence de structure entre les deux chênaies (tabl. II).

Une remarque s'impose à l'examen de ces valeurs : pour un ensemble frondicole (s.l.) plus faible en nombre d'espèces, le pourcentage des frondicoles — stricts du cénon de frondicoles — est plus élevé sur la yeuse alors que les pourcentages des communautés de la strate arbustive et sous-arbustive, de même que celui de la strate herbacée ainsi que les floricoles, y sont nettement inférieurs.

3 — STRUCTURE DU PEUPLEMENT (Tabl. III et IV)

Au cours du cycle annuel, les populations se succèdent avec des effectifs variables : ainsi l'Araignée *Xysticus latio* (Thomisidae) occupe successivement (cf. tabl. III) :

le 4ème rang en avril	le 3ème rang en octobre
le 3ème rang en juin	le 5ème rang en novembre
le 4ème rang en juillet	le 4ème rang en décembre
le 1er rang en août	le 3ème rang en janvier
le 4ème rang en septembre	le 9ème rang en février

Le cas du Coléoptère Curculionidae *Polydrusus marginatus* est bien tranché : l'espèce n'apparaît que pendant exactement trois mois sur la yeuse, mais pendant ces trois mois la population occupe le 1er rang avec des abondances relatives de 37,3 en avril, 37,2 en mai et 17,5 en juin.

Des abondances relatives mensuelles particulièrement élevées s'observent d'une part en avril-mai, avec l'apparition massive des populations du Curculionidae *P. marginatus* et en octobre de l'Aphidien *D. roboris*, sans toutefois dépasser un pourcentage de 46,8 %.

Un hiatus important sépare le premier rang du deuxième rang au cours de cette période (en avril, de 37,3 à 8,6 ; en mai, de 37,2 à 8,3 ; en octobre, de 46,8 à 6,7), montrant la large dominance d'une population éternuée qui affectera ainsi l'indice de diversité du peuplement. Pour le chêne liège, le hiatus est marqué en août, septembre et octobre.

Sur les 135 espèces, les populations dominantes se limitent à 11 espèces (tabl. IV). Sur un tableau synthétique où se trouvent résumées les abondances relatives mensuelles supérieures à 20 % sur chêne vert et sur chêne liège (tabl. V) apparaît une forte similitude dans la répartition des espèces : sur les deux essences dominant, à peu près pendant les mêmes mois, un Coléoptère (*P. marginatus*) et un Aphidien (*D. roboris*) tandis que deux Araignées et une fourmi ne sont importantes que sur une seule essence.

TABLEAU III

Abondances relatives mensuelles (en pourcentages) des principales populations du peuplement frondicole sur chêne vert

Monthly variations in abundance (in percentage) of the main species in the canopy of the green oak

Février 1986			Novembre		
<i>R. stellio</i>	13,2	<i>T. tinctum</i>	5,0	<i>A. sabina</i>	26,4
<i>P. rufus</i>	11,8	<i>A. puncticollis</i>	5,0	<i>A. decempunctata</i>	13,2
<i>A. cucurbitinus</i>	10,5	<i>A. nitens</i>	5,0	<i>T. tinctum</i>	9,3
<i>A. sabina</i>	9,2	<i>E. quercus</i>	4,1	<i>T. stellio</i>	9,3
<i>D. nidicolens</i>	7,9	<i>D. nidicolens</i>	4,1	<i>X. lanio</i>	7,5
<i>S. lyncea</i>	6,6			<i>P. rufus</i>	7,9
<i>S. globosum</i>	5,3	Juillet		<i>D. nidicolens</i>	7,9
Mars		<i>C. scutellaris</i>	20,3	Décembre	
<i>A. sabina</i>	14,6	<i>D. roboris</i>	13,9	<i>A. cucurbitinus</i>	19,7
<i>A. cucurbitinus</i>	8,9	<i>C. lateralis</i>	6,3	<i>A. sabina</i>	15,5
<i>P. rufus</i>	8,1	<i>X. lanio</i>	6,3	<i>P. rufus</i>	14,1
<i>M. duboscqui</i>	7,3	<i>D. nidicolens</i>	5,1	<i>X. lanio</i>	11,3
<i>D. nidicolens</i>	6,5	<i>A. decempunctata</i>	4,4	<i>T. tinctum</i>	8,5
<i>E. quadripustulatus</i>	5,7	<i>F. gagates</i>		<i>C. genevensis</i>	5,6
<i>P. opilio</i>	4,1		Août	<i>M. acalypha</i>	4,2
<i>T. omistus</i>	4,1	<i>X. lanio</i>	13,8	<i>T. stellio</i>	4,2
<i>S. lyncea</i>	4,1	<i>C. scutellaris</i>	12,0	Janvier 1987	
Avril		<i>D. roboris</i>	8,4	<i>A. cucurbitinus</i>	15,1
<i>P. marginatus</i>	37,2	<i>A. sabina</i>	4,8	<i>A. sabina</i>	11,6
<i>D. nidicolens</i>	8,6	<i>S. globosum</i>	4,8	<i>X. lanio</i>	10,5
<i>C. scutellaris</i>	8,2	<i>C. cruentatus</i>	4,2	<i>P. rufus</i>	9,3
<i>X. lanio</i>	6,6		Septembre	<i>E. quadripustulatus</i>	8,1
<i>S. tinctum</i>	4,5	<i>D. roboris</i>	21,7	<i>T. tinctum</i>	7,0
Mai		<i>C. scutellaris</i>	7,3	<i>T. stellio</i>	5,8
<i>P. marginatus</i>	37,2	<i>A. sabina</i>	6,6	<i>D. nidicolens</i>	5,8
<i>A. puncticollis</i>	8,33	<i>X. lanio</i>	6,6	<i>R. chryseomeloides</i>	4,6
<i>P. cervinus</i>	6,7	<i>P. rufus</i>	5,9		
<i>C. scutellaris</i>	5,2	<i>D. nidicolens</i>	5,6	Février	
<i>O. sabulosus</i>	4,2	<i>E. sylvestris</i>	4,3	<i>A. sabina</i>	12,3
<i>F. gagates</i>	4,5		Octobre	<i>T. tinctum</i>	10,8
Juin		<i>D. roboris</i>	46,8	<i>P. rufus</i>	9,2
<i>P. marginatus</i>	17,5	<i>T. tinctum</i>	6,7	<i>T. stellio</i>	7,7
<i>C. scutellaris</i>	8,3	<i>X. lanio</i>	6,7	<i>D. nidicolens</i>	6,2
<i>X. lanio</i>	6,7	<i>A. sabina</i>	5,2	<i>E. quadripustulatus</i>	6,2
<i>D. roboris</i>	5,8	<i>A. cucurbitinus</i>	4,1	<i>M. duboscqui</i>	6,2
				<i>X. lanio</i>	4,6
				<i>A. decempunctata</i>	4,6

TABLEAU IV

Abondances (A) est abondances relatives (AR) des espèces frondicoles sur chêne vert de février 1986 à février 1987
(non retenues les espèces ayant moins de 10 individus)

Number of specimens caught (A) and percentage (AR) of the species in the canopy of renne oak from February 1986 to February 1987
(the species represented by less of ten specimens are not mentioned)

	A	AR		A	AR
<i>P. marginatus</i>	364	15.1	<i>T. onustus</i>	23	0.9
<i>D. robotis</i>	235	9.8	<i>M. acalypha</i>	21	0.8
<i>C. scutellaris</i>	141	5.9	<i>B. fisheri</i>	20	0.8
<i>A. sabina</i>	141	5.9	<i>C. lateralis</i>	19	0.7
<i>X. lanio</i>	140	5.8	<i>H. phillyrea</i>	19	0.7
<i>D. nidicolens</i>	112	4.6	<i>L. quercus</i>	19	0.7
<i>P. rufus</i>	95	3.9	<i>M. duboscqui</i>	18	0.7
<i>T. tinctum</i>	85	3.5	<i>I. hamatus</i>	17	0.7
<i>A. cucurbitinus</i>	85	3.5	<i>E. sylvestris</i>	17	0.7
<i>A. puncticollis</i>	63	2.6	<i>C. genevensis</i>	15	0.6
<i>P. cervinus</i>	49	2.0	<i>P. subvillosus</i>	15	0.6
<i>T. stellio</i>	48	1.9	<i>N. assimilis</i>	15	0.6
<i>E. quadripustulatus</i>	45	1.8	<i>S. globosum</i>	14	0.5
<i>F. gages</i>	44	1.8	<i>A. analis</i>	13	0.5
<i>A. decempunctata</i>	40	1.7	<i>A. nitens</i>	12	0.5
<i>C. cruentatus</i>	38	1.6	<i>C. leucaspis</i>	11	0.4
<i>O. sabulosus</i>	35	1.5	<i>L. decipiens</i>	11	0.4
<i>S. lyncea</i>	34	1.4	<i>A. carnea</i>	11	0.4
<i>K. ericae</i>	26	1.1	<i>O. spongitaris</i>	10	0.4
<i>L. emarginatus</i>	24	1.0			

TABLEAU V

Mois de présence des espèces d'abondance relative supérieure à 20 % sur chêne liège et sur chêne vert dans les Maures

Months when species the percentage of which is superior to 20 p. 100 can be found in the canopy of the green oak and the cork oak in the Maures

Espèces	Chêne liège	Chêne vert
<i>P. marginatus</i>	avril, mai	avril, mai
<i>D. roboris</i>	jan., sept., oct.	sept., oct.
<i>C. scutellaris</i>	avril, août	juillet
<i>T. stellio</i>	novembre	
<i>A. sabina</i>		novembre

Les valeurs de fréquences relatives permettent un classement des espèces du peuplement frondicole en quatre catégories (constantes, accessoires, accidentelles, sporadiques) sur chêne vert et sur chêne liège (tabl. VI). Le cortège de la yeuse montre alors, contrairement à celui des trois autres formations de chênes sclérophylles, une anomalie dans la gradation normalement ascendante des valeurs des espèces constantes aux accessoires : les pourcentages chûent de 14,0 % à 11,9 %.

La nette différence entre les valeurs relevées dans les Maures et en Mamora résulte de l'impact des agressions répétitives de *Lymantria dispar* sur le peuplement arthropodien frondicole dans cette suberaie (cf. MAHARI, 1980).

Nous relevons un rythme d'occupation spatio-temporelle des populations selon les quatre cas déjà définis (BIGOT et KABAKIBI, 1987) :

— occupation spatio-temporelle maximale : à quelques exceptions près, deux Araignées (*Xysticus lanno*, *Anypaena sabina*) et deux Coccinelles (*Chilocorus quadripustulatus*, *Adalia decempunctata*) se rencontrent dans tous les relevés ;

— occupation spatio-temporelle limitée : le Tenebrionidae *Nalassus assimilis* est absent des parcelles 4, 5, 8, 9 et 10 et ne se rencontre qu'en avril, septembre, octobre et novembre ; le Lygaeidae *Kleidocerys ericae* est absent des parcelles 4 et 10 (sans strate arbustive) et les adultes ne se rencontrent pas en juillet ;

— occupation élargie de l'espace mais rythme limité dans le temps : les Curculionidae *Polydrusus marginatus* est absent de tous relevés de juillet à février, mais il occupe le premier rang en abondance relative en avril, mai et juin ;

— présence accidentelle d'espèces peu fréquentes en canopée : l'Araignée *Zelotes rubicundulus* et la fourmi *Lasius alienus* sont des terricoles de milieux ouverts, le Curculionidae *Magdalis armigera* a pour origine ici un peuplement d'ormeaux voisins.

Ces rythmes spatio-temporels sont très peu différents de ceux qui ont été observés sur chêne liège (BIGOT et KABAKIBI, 1987) avec les mêmes espèces en cause, ce qui montre bien le caractère d'indicateurs de ces populations sur les deux essences forestières.

3.2. Diversité et équitabilité

Une forte équitabilité s'installe en février et en mars 1986 ($E = 80\%$), ainsi que de novembre à février 1987, c'est-à-dire pendant la période fraîche (tabl. VII). Une diminution de cette équitabilité s'observe en avril ($E = 71\%$) et en mai ($E = 68\%$) : elle correspond à l'apparition de populations qui perturbent le peuplement par leur abondance. L'équilibre se rétablit en juin, juillet, avril et septembre ($E = 80\%$) : le mois d'octobre assure la transition entre la saison chaude et sèche et la saison froide.

Sur chêne vert, comme sur chêne liège, les valeurs d'équitabilité sont voisines, élevées de novembre à mars et faibles d'avril à octobre. Cependant les équitabilités des mois de juin, août et septembre s'opposent nettement (cf. BIGOT et KABAKIBI, 1987) avec des valeurs élevées pour le chêne vert, faibles pour le chêne liège. Les différences ainsi marquées pourraient dépendre des fluctuations dans le cycle annuel car les prélèvements ont été effectués en 1984-1985 sur chêne liège et en 1986-1987 sur chêne vert (il était impossible d'assurer un nombre suffisant de prélèvements, dans un même temps, sur les deux espèces de chênes). La nature de l'essence ne nous paraît pas devoir être prise en compte dans les variations quantitatives relevées ici.

L'équitabilité globale du peuplement de la yeuse se tient dans des valeurs moyennes ; elle est à peine supérieure à celle du peuplement du chêne liège

3.3. Degrés d'affinité des parcelles

L'exploitation des résultats apportés par une analyse factorielle des correspondances nous a fourni (à l'aide du logiciel Data-Vision de M. ROUX) une classification hiérarchique donnant les affinités des parcelles en fonction de la qualité et de l'importance des populations d'Arthropodes relevées. Les résultats sont exprimés dans un dendrogramme

TABLEAU VI

Fréquences relatives, en pourcentages, des peuplements frondicoles de quatre formations à chênes sclérophylles en Méditerranée occidentale

Variations in the percentage of the populations of the canopy in for different woodlands of evergreen oaks in France and Morocco

	Maures chêne vert	Maures chêne-liège	Mamora chêne-liège	Marseille chêne kermès
Constantes	14,0	13,7	0,6	0
Accessoires	11,9	14,9	3,4	1
Accidentelles	28,9	25,1	7,5	5
Sporadiques	45,2	46,1	88,5	94

TABLEAU VII

*Diversité et équitabilité mensuelles (toutes stations confondues)
du peuplement fondicole sur chêne vert*

*Monthly diversity and equitability of the species of the canopy
of green oak*

	I sh	I max.	E %
Février 1986	4,09	4,52	90,41
Mars	4,45	4,95	89,86
Avril	3,68	5,17	71,28
Mai	3,88	5,70	68,10
Juin	4,52	5,13	88,09
Juillet	4,30	5,20	82,56
Août	4,72	5,52	85,53
Septembre	4,52	5,55	81,42
Octobre	3,37	5,21	64,69
Novembre	3,42	4,00	85,57
Décembre	3,51	4,09	85,81
Janvier 1987	3,97	4,52	87,83
Février	4,15	4,52	91,68
Cycle complet	5,19	7,08	73,37

(Fig. 2) selon l'une des présentations de DAGET (1976). Trois ensembles se dégagent.

Le premier ensemble est constitué d'une seule parcelle, la parcelle 10 (station 5) qui est mise à part dans le dendrogramme dès la première fourche. Sa situation sommitale, sur la ligne de crête, sa présentation sous la forme d'un bosquet isolé sur une tranchée pare-feux, l'expose au plein effet des conditions climatiques rigoureuses du site (basses températures et vents forts). La concentration des populations de Coccinellidae constitue un paramètre supplémentaire d'individualisation.

Un deuxième ensemble regroupe quatre parcelles de Valescure et la parcelle du bas des crêtes. Ces parcelles sont soumises à des températures généralement froides et humides en exposition nord. La couverture arborée est relativement claire sur un sous-bois clair.

Les quatre parcelles (deux de Valescure et les deux du col de Babaou) qui forment le troisième ensemble sont plus sèches, sur un sous-bois de maquis plus développé ; les arbres ont une couverture variable mais une hauteur généralement supérieure à 7 mètres.

Les affinités entre parcelles montrent le mélange des parcelles de Valescure soit avec celles du col de Babaou soit avec l'une des deux parcelles des crêtes. Une telle intrication révèle une certaine uniformisation territoriale depuis le col de Babaou jusqu'aux crêtes.

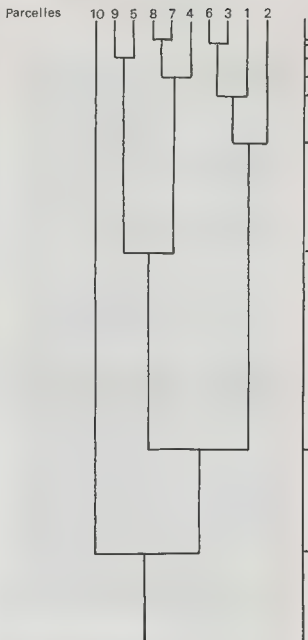


FIG. 2. — Affinités des parcelles de chêne vert (analyse des données Data Vision, logiciel M. ROUX).

Dendrogram of relationships for the different stands of green oaks.

4 — BIOMASSES

Seules les biomasses fraîches sont retenues ici, selon les critères déjà exposés (BIGOT et KABAKIBI, 1987).

Les groupes zoologiques, classés par valeurs décroissantes de biomasses, toutes parcelles et tous relevés confondus, montrent sur un cycle annuel, la large dominance des chenilles (Fig. 3).

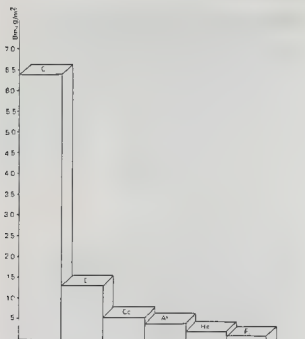


FIG. 3. — Biomasses des groupes zoologiques dans l'ensemble des parcelles de chêne vert: C = chenilles; D = divers; CO = Coléoptères; AR = Araignées; HE = Hétéroptères; F = Fourmis.

Dendrogram of relationships for the different stands of green oaks.

La pullulation des chenilles a été très importante pendant les années de prélèvement; les trois populations représentées, *Lymantria dispar*, *Catocala nymphagoga* et *Tortrix viridana*, prennent, dans le massif des Maures, l'allure de ravageurs et arrivent à défolier partiellement des secteurs entiers de yeuseraies (comme de suberaie d'ailleurs). Bien que très limitées dans le temps (le mois de juin), les chenilles de ces espèces perturbent la canopée par leur impact pondéral, par la concurrence à la fois territoriale et trophique qu'elles créent, vu leur nombre excessif (avec un effet-retard par la défoliation), enfin par certaines manifestations répulsives qu'elles soulèvent. CASEWITZ-WEURLESSE (1981) a montré ainsi la répulsion exercée par la chenille de *L. dispar* sur la fourmi *Crematogaster scutellaris*.

Dans les groupes «divers» interviennent principalement trois groupes de phytophages, les Aphidiens (espèce largement dominante: *Dryaphis roboris*, les Cicadelles (surtout à l'état larvaire) et les Orthoptères (populations frondicoles).

Les Coléoptères occupent la troisième position avec les Coccinellidae, Curculionidae et Elateridae.

Viennent ensuite les Araignées, essentiellement immatures, avec sur une courte période de temps, des adultes parmi les populations nettement frondicoles (*Dendryphantus nidicolens*, *Anyphaena sabina*, *Tmarus stellio*, *Icius hama-tus*...).

Les groupes zoologiques à faible représentation pondérale sont les Hétéroptères, malgré la population stationnelle abondante de *Kleidocerys ericae* et la présence de quelques races spécimens de biomasse élevée (*Palomena prasinata*, *Raphigaster griseus*, enfin les fourmis qui d'ailleurs ne se manifestent que pendant la belle saison.

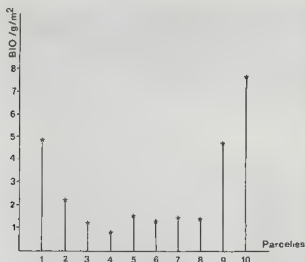


FIG. 4. — Biomasses totales par parcelles dans la chênaie verte
Total biomass for each stand in the green oak woodlands.

Une simple observation des valeurs de biomasses, tous relevés confondus (fig. 4), montre:

- des biomasses faibles pour les parcelles de Valescure;
- des biomasses moyennes pour les parcelles du col de Babaou et pour celle du bas des crêtes;
- des biomasses fortes pour la parcelle de la ligne de crête

Ces valeurs tendent à faire ressortir l'influence des localisations parcellaires.

DISCUSSION

Le peuplement de la canopée de la yeuse, bien que moins riche que celui du chêne liège, renferme un cénon frondicole plus important.

De plus, les pourcentages des faunes dépendant des strates du sous-bois (buissons, couverture herbacée) y sont plus élevés. Ces faits peuvent s'expliquer par une plus faible diversité et une moindre vitalité de la végétation du sous-bois. Ainsi serait atténuée la concurrence des populations des basses strates sur le peuplement de la canopée par le biais du comportement trophique et territorial des espèces.

Par rapport aux variations du cycle annuel relevé sur le chêne liège; le déséquilibre saisonnier du peuplement frondicole est plus précoce: seul des chênes sclérophylles de la Provence, le peuplement du chêne vert présente une inversion des fréquences relatives au niveau du passage constantes/accidentelles. Cette anomalie correspond sans doute à une perturbation des peuplements de l'écosystème que nous attribuons à la situation marginale de l'yeuseraie sur silice. Les valeurs mensuelles d'équité s'opposent sur trois mois, juin, août et septembre (faibles valeurs sur chêne liège, fortes sur yeuse). Par ailleurs, le dendrogramme montre que l'homogénéité territoriale est plus accentuée dans le domaine de l'yeuseraie: des parcelles, de situation géographique différente, se regroupent (parcelles de Valescure et de bas de crête d'une part, de Valescure et du col de Babaou d'autre part)

Les valeurs de biomasses au contraire, marquent une certaine unité territoriale : Valescure forme un groupe de faibles biomasses tandis que Babaou et le bas de crête ont des biomasses moyennes.

L'architecture végétale selon LAWTON (1983) serait à la base de la différence de peuplement entre les deux chénaies sclérophylles. Cette architecture repose sur un ensemble de trois niveaux (LAWTON & SCHRODER, 1978 ; STRONG & LEVIN, 1979) : arbres, arbustes, herbes. Il est évident qu'une lacune — ou un excès — dans le développement de l'un de ces trois niveaux aura pour conséquence une modification de la composition et de la structure de la communauté arthropodienne. De même, la quantité des espèces végétales disponibles interviendra sur la richesse du cortège animal (NEUVONEN & NIEMELA, 1983). Nous constatons les effets d'une coévolution du peuplement de la canopée de l'yeuseraie et de l'architecture végétale affectée par le moindre développement du sous-bois. Dans la chénaie verte des Maures, la réduction des strates arbustives et herbacées (dont on voit ici la manifestation à travers le peuplement arthropodien de canopée) est un fait acquis pour les botanistes (R. LOISEL, ab ora). Un effet de plus grande ampleur devrait se manifester dans l'évolution comparée des peuplements frondicoles du chêne vert, sclérophylle, et du chêne pubescent, caducifolié, comme l'a suggéré OPLER (1978), bien que les résultats obtenus ne paraissent pas convainquants (FAETH, MOPPER et SIMBERLOFF, 1981).

La discordance structurale entre les peuplements frondicoles du chêne vert et du chêne liège est relativement peu marquée : elle a pour cause une dysmorphie du complexe forestier affectant les strates basses de chacune des deux chénaies. L'effet de la spécificité du sous-bois, tant par la diversité floristique que par la densité des espèces végétales, crée une dynamique de détail différente dans la distribution verticale des populations arthropodiennes.

Remerciements

Nos remerciements s'adressent aux spécialistes de faunistique et de floristique dont les noms sont cités dans notre précédent article et nous renouvelons notre gratitude à M. LAMOTTE qui a bien voulu une nouvelle fois nous faire part de ses critiques pertinentes et constructives après lecture de notre manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BIGOT (L.) et KABAKIBI (M.), 1987. — Évolution spatio-temporelle de la composition et de la structure du peuplement frondicole sur chêne-liège dans le massif des Maures (Var). *Bull. Ecol.*, 18 (3), 157-168.
- BOUDY (P.), 1952. — Guide du forestier en Afrique du Nord. 1-505.
- CASEVITZ-WEURLERSSE (J.), 1981. — Aspects de la faune du chêne-liège (*Quercus suber* L.) lors d'une pullulation de *Lymantria dispar* L. (Lep. Lymantriidae) et de *Malacosoma neustria* L. (Lep. Lasiocampidae) en Sardaigne. *Bull. Ecol.*, 12 (4), 355-364.
- DAGET (J.), 1976. — Les modèles mathématiques en écologie. MASSON, Paris, 1-172.
- FAETH (S.H.), MOPPER (S.), SIMBERLOFF (D.), 1981. — Abundance and diversity of leaf-mining insects on three oak host species : effects of host-plant phenology and nitrogen content of leaves. *Oikos*, 37 : 238-51.
- LAWTON (J.H.), 1983. — Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 28, 23-30.
- LAWTON (J.H.) et SCHRODER (D.), 1978. — Some observations on the structure of phytophagous insects communities : the implication for biological control. *Proc. 4th Int. Symp. Biol. Control Weeds*, Gainesville, Flo., pp. 57-73.
- LOISEL (R.), 1976. — La végétation de l'étage méditerranéen dans le sud-est continental français. *Thèse*, Aix-Marseille, 1-384.
- MAHARI (S.), 1980. — Étude de la communauté des Insectes frondicoles dans la forêt de Mamora (Maroc) *Thèse 3ème cycle*, Aix-Marseille, 1-200.
- MASUREL (Y.), 1964. — La provenance cristalline et ses enveloppes sédimentaires. LOUIS-JEAN, Gap, 1-361.
- NEUVONEN (S.) et NIEMELA (P.), 1983. — Species richness and faunal similarity of arboreal insect herbivores. *Oikos*, 40 : 452-459.
- OPLER (P.A.), 1978. — Interaction of plant life history components as related to arboreal herbivory. In : *The Ecology of Arboreal Folivores*, ed., G.G. Montgomery, 23-31.
- STRONG (D.R. Jr.), LEVIN (D.A.), 1979. — Species richness of plant parasites and growth form of their host. *Ann. Nat.*, 114 : 1-22.

RÉSUMÉS DE THÈSES ET DIPLÔMES

Gérard PERGENT. — Recherches lépidochronologiques chez *Posidonia oceanica* (Potamogetonaceae). Fluctuation des paramètres anatomiques et morphologiques des écailles des rhizomes. Thèse de Doctorat de l'Université d'Aix-Marseille II, soutenue le 18 novembre 1987 (Direction : M. le Professeur BOUDOURESQUE).

Posidonia oceanica, phanérogame marine endémique de la Méditerranée, constitue, entre la surface et 30 à 40 m de profondeur, de vastes prairies sous-marines appelées herbiers (MOLINIER et PICARD, 1952). La croissance verticale des rhizomes permet à la plante de lutter contre l'enfouissement provoqué par le sédiment piégé au niveau des feuilles. Le lacs des rhizomes et le sédiment qui colmate les interstices, constituent une structure très originale, la *matte*. A la mort des feuilles de *P. oceanica*, seul le limbe se détache ; le pétiole (base enganante de la feuille) reste fixé sur le rhizome et porte alors le nom d'écaille. Écailles et rhizomes sont peu putrescibles et peuvent persister pendant des siècles et même des millénaires au sein de la *matte*.

L'étude de ces écailles montre des variations cycliques de leur épaisseur en fonction de leur rang d'insertion le long des rhizomes. La description de ces cycles, et la recherche de leur origine et de leur signification font l'objet de cette étude.

Par analogie avec la dendrochronologie, le terme de *lépidochronologie* a été proposé pour désigner l'étude des variations et des principaux phénomènes y afférant.

Près de 4.000 rhizomes ont été récoltés dans différentes régions du bassin Méditerranéen : Turquie (Urla-Golfe d'Izmir), Tunisie (îles de Zembra et Kerkennah), France (Port-Cros et Banyuls-sur-Mer), entre 0.5 et 2 m de profondeur, et sur l'ensemble de l'année. Le plan d'échantillonnage est résumé dans le tableau I.

Les écailles sont très soigneusement détachées des rhizomes en respectant l'ordre distique d'insertion. Le rang des écailles est numéroté des plus récentes vers les plus anciennes (Figure 1). Pour chaque écaille, une coupe fine est pratiquée entre 10 et 12 mm de son point d'insertion sur le rhizome, puis son épaisseur est mesurée sous un microscope muni d'un micromètre oculaire. Outre l'épaisseur, les paramètres anatomiques de certains tissus constituant les écailles sont relevés.

La totalité des rhizomes (orthotropes et plagiotropes) étudiés à ce jour, présentent des cycles de variation dans l'épaisseur de leurs écailles (Figure 2).

Les variations de l'épaisseur des écailles sont liées à la structure anatomique de certains tissus : variation du nombre

TABLEAU I

Plan d'échantillonnage des différents sites étudiés ; (1) : nombre moyen

Régions considérées	Stations étudiées	Période de récolte	Fréquence de prélèvements	Nombre rhizomes
Port-Cros	P0 P1 P3	Avril 81/Avril 82	Mensuelle	4
Port-Cros	P3	Janvier 1982	—	20
Port-Cros	P7 P15 P23	Janvier 1982	—	10
Port-Cros	P1 P2 P11 P23	Janvier 85/Janvier 86	Mensuelle	21
Urla	U0 U1 U2 U5	Août 83/Août 84	Mensuelle	20
Banyuls	B1 B3	Juillet 1981	—	10
Banyuls	B1 B2 B12 B19	Janvier 85/Janvier 86	Mensuelle	21
Banyuls	B1 B2 B12 B19	Janvier 86/Janvier 87	Trimestrielle	20
Kerkennah	K0 K1 K5	Août 1985	—	25 (1)
Zembra	Z1 Z10	Mai 1986	—	16 (1)

de couches de cellules du sclérenchyme et du parenchyme mésophyllé et modifications de la forme ou de l'aspect de ces cellules.

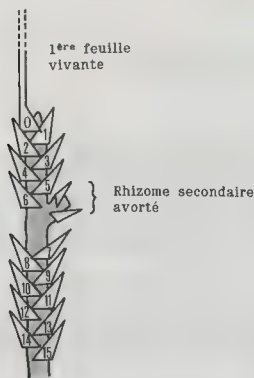


FIG. 1. — Insertion des écailles le long d'un rhizome de *Posidonia oceanica*; les N° correspondent au rang des écailles. Le rang N°0 correspond à la première feuille vivante.

Le suivi, mois par mois, de l'épaisseur de l'écaille nouvellement apparue à l'apex du rhizome montre que : (i) La génération de ces cycles a lieu à l'apex des rhizomes. (ii) Ces cycles sont annuels, avec deux inversions chaque année, délimitant un maximum et un minimum d'épaisseur (Figure 3), (iii) Les dates d'inversion des cycles sont semblables, d'une année à l'autre, pour une station donnée. (iv) c'est généralement en hiver ou au printemps qu'apparaissent les écailles fines, et en automne qu'apparaissent les écailles épaisses.

Les différents paramètres caractérisant les cycles (amplitude, période, épaisseur moyenne) sont soumis à des modulations d'origine endogène (rhizome) ou exogène (hydrodynamisme, lumière, température)

Au sein d'une même station, des modulations similaires peuvent apparaître sur des cycles contemporains (formés la même année) traduisant peut-être l'enregistrement d'années caractéristiques

Le long de rhizomes présentant un grand nombre de cycles annuels, des cycles de période plus importante semblent se dégager, sans qu'il soit actuellement possible d'en déterminer la signification.

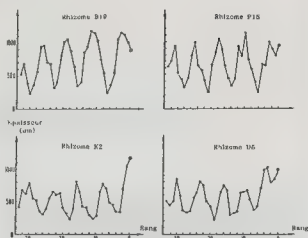


FIG. 2. — Variation de l'épaisseur des écailles des rhizomes de *Posidonia oceanica*, en fonction de leur rang d'insertion, dans différentes stations. B 19 : Banyuls-sur-Mer (-19 m) ; P 15 : Port-Cros (-15 m) ; K 2 : Ile Kerkennah (-2 m) ; U 5 : Urla (-5 m).

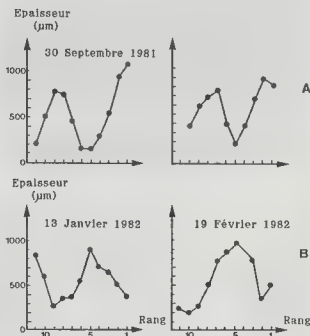


FIG. 3. — Inversion du maximum et du minimum d'épaisseur des écailles de rhizomes récoltés à Port-Cros (-3 m).

La lépidochronologie s'avère être, dès à présent, un outil tout particulièrement performant dans le cadre d'une meilleure connaissance des herbiers à *P. oceanica*. Si l'origine des cycles et de leurs modulations n'est encore que partiellement expliquée, un certain nombre d'applications sont d'ores et déjà possibles :

— Estimation de la vitesse de croissance et de la production annuelle de rhizome.

Philippe VERVIER. — **Hydrologie et dynamique des peuplements aquatiques souterrains : comparaison de deux systèmes karstiques des gorges de l'Ardèche.** Thèse d'État, Université Claude Bernard, Lyon I. JURY : M. H. DECAMPS, Mme J. GIBERT, MM. R. GINET, J. P. METTETAL, J. MUDRY et A. L. ROUX.

Le plateau calcaire des Gorges de l'Ardèche abrite de nombreux systèmes karstiques dont la resurgence de Fous-soubie et l'exurgence de l'Aiguille étudiées d'octobre 1984 à mai 1986.

L'étude hydrologique montre que les écoulements dans le système de Fous-soubie sont, en période de régime influencé par les précipitations, alimentés par un mélange d'eaux très minéralisées formé du ruisseau épigé situé en amont du système souterrain et des réserves du karst. En étiage, les écoulements sont assurés uniquement par les eaux du système qui sont moins minéralisées, mais ont un rapport bicarbonates/calcium plus élevé que celui des eaux du ruisseau épigé.

A l'Aiguille, les eaux sont moins minéralisées durant l'étiage que pendant la période des hautes-eaux. Pourtant, ces deux familles d'eaux ont la même origine, le système n'étant pas alimenté par la perte d'une rivière.

L'étude hydrobiologique est basée sur l'échantillonnage par filtration des eaux des exutoires et par l'emploi de substrats artificiels, méthode peu utilisée en milieu aquatique karstique souterrain. Les maximum d'organismes et de taxons sont obtenus par les substrats artificiels immergés pendant un mois au cours des périodes de hautes-eaux. La colonisation de certains taxons se fait en fonction des conditions mésologiques des microhabitats (zones lente ou rapide).

Les crues structurent le peuplement aquatique du système souterrain de Fous-soubie notamment en transmettant l'influence saisonnière du milieu épigé par l'intermédiaire des larves d'Insectes provenant du ruisseau situé en amont du système.

A l'exutoire de l'Aiguille, le peuplement souterrain est dominé par l'importante présence des Gastéropodes hypogés. La composante épigée du peuplement est modifiée au cours des saisons par les Gammarés et les larves de Diptères du ruisseau créé par la source.

L'analyse des échanges entre les milieux aquatiques souterrain et superficiel peut être faite au niveau des écotones qui découlent des contacts entre d'une part le ruisseau de La Planchette et le système de Fous-soubie et d'autre part le système de l'Aiguille et la source de l'Aiguille. Ces écotones sont situés dans l'espace et dans le temps par des descripteurs abiotiques et biotiques. Pour le système de Fous-soubie, ce sont les rapports bicarbonates/calcium et larves d'Insectes épigés/*N. virei*. Pour le système de l'Aiguille, ce sont les concentrations en bicarbonates et les pourcentages d'organismes hypogés.

L'échelle spatiale de perception de ces écotones diffère pour les deux systèmes. Pour le système de Fous-soubie, l'écotone s'étend, sous l'influence de la dynamique des eaux du ruisseau épigé, très nettement à l'intérieur du karst. Pour l'Aiguille, la dynamique des eaux étant moins forte, ce sont les micro-fluctuations de l'écotone qui sont étudiées à proximité du griffon.

C'est aussi la dynamique des eaux qui contrôle la perméabilité des écotones vis-à-vis des flux qui s'échangent les deux systèmes adjacents.

Geneviève HUMBERT. — **Les usagers de la forêt et le Droit.** Thèse de Doctorat de 3e cycle soutenu le 16 décembre 1987 devant l'Université de Droit, d'Economie et de Sciences Sociales de Paris (Paris II). — JURY : MM. J. de MALA-FOSSE, Président ; J. FOYER, J. HUDAULT (2 volumes, 569 pages, 154 références bibliographiques).

L'examen des rapports qu'ont avec le Droit les usagers de la forêt met en évidence un aspect des situations délicates, parce que contradictoires au départ, auxquelles se trouve confrontée notre société. Celle-ci doit, en ce domaine, assurer la sauvegarde de la forêt, et à travers elle la protection de l'espace naturel en général, mais il lui faut concurremment permettre l'utilisation de cette forêt par le maximum de personnes.

Quand il s'intéresse à la forêt, le Droit doit donc, à la fois réglementer ses utilisations et assurer sa conservation ; il apparaît ainsi comme un point de convergence entre l'écologie et les sciences sociales.

Comme beaucoup d'autres éléments naturels, la forêt est fortement marquée par le poids d'un héritage ancestral. Son utilisation actuelle n'est que la résultante des politiques forestières menées au cours des siècles et que traduisent les diverses orientations des législations forestières successives.

Plusieurs étapes peuvent être distinguées ; 1827 année de la promulgation du premier Code forestier se présentant comme une année charnière où la forêt jusque là « ouverte » passe sous un régime de « fermeture ». Il faudra attendre la seconde moitié du vingtième siècle pour qu'avec la prise de conscience de la fonction sociale de la forêt, un mouvement inverse s'établisse, une succession de textes réglementaires et législatifs (1964, 1976, 1979, 1985) conduisant alors à mettre un terme au régime « fermé » de la forêt pour lui rendre le statut d'espace « ouvert ».

Une première partie du mémoire examine les différents moyens juridiques susceptibles d'assurer la sauvegarde de la forêt en tant que milieu naturel.

Dans un pays fortement industrialisé comme la France, les régimes de protection absolue ne pouvant s'établir que sur une faible partie du territoire, l'analyse s'est donc tout d'abord portée sur les solutions juridiques permettant de réaliser un compromis entre la conservation de la nature et l'expansion économique.

Ont ainsi été analysées, les diverses réglementations de type général susceptibles d'assurer une protection renforcée dans certaines zones de plus ou moins grande étendue, sous forme de parcs nationaux, de réserves, d'arrêtés de protection de biotope ou d'espaces boisés classés dans le cadre du Code de l'urbanisme.

L'étude de la protection de la forêt par une réglementation de type général a laissé apparaître que, même dans ce cadre, la réglementation pouvait s'aménager en faveur de tel ou tel élément du patrimoine naturel méritant une attention spéciale.

Cette notion de protection spécifique de certains éléments s'est retrouvée, mais avec une toute autre dimension, dans les divers instruments juridiques mis en œuvre pour assurer la sauvegarde de la forêt quand celle-ci est menacée dans son constituant essentiel le sol, quand elle risque de ne plus assurer la finalité technique qui lui est assignée, ou quand il faut lutter contre les dangers majeurs que lui font courir défrichements et incendies.

Le point commun de ces diverses protections de caractère particulier est de protéger la forêt contre une menace particulièrement grave et dans certains cas d'utiliser la forêt elle-

même pour contribuer à sa propre défense. L'exemple, peut être le plus significatif de cette protection est celui de la sauvegarde des sols, qu'il soit nécessaire de fixer les dunes des sables, qu'il faille en montagne lutter contre les érosions et les inondations, par exemple.

Avec l'apparition des préoccupations relatives à la qualité de la vie et quel que soit le régime de protection adopté, on assiste à un renforcement de la fonction sociale de la propriété publique ou privée, qui devient cadre juridique où s'organise la coordination de l'activité des différents usagers de la forêt.

C'est pourquoi, dans une *seconde partie*, l'étude de l'exploitation des diverses ressources forestières a dû être menée avant de définir les règles juridiques permettant de réaliser une gestion rationnelle et concertée de l'espace forestier.

Le problème ne se pose plus désormais en termes de contenu et de contenant protégés, mais invite à trouver solution en substituant la notion de gestion à celle de protection, et, ce pas franchi, à organiser une gestion spécifique et rationnelle de l'espace forestier.

L'exploitation des diverses ressources forestières comprend aussi bien l'exploitation des produits du sol forestier, dans la survivance des droits d'usage anciens (droit d'usage au bois, pâturage, panage) ou dans l'apparition de ce que l'on a appelé les «nouveaux droits d'usage» telle la cueillette, dont la réglementation récente tente de «normaliser» le renouveau, et l'extension abusive de cette activité connue depuis toujours, l'exploitation de la faune sauvage par la pratique de la chasse.

Si la réglementation de l'exploitation des produits du sol forestier est régie de façon distincte selon qu'elle repose sur un titre (droit d'usage ou concession) ou sur une tolérance du propriétaire forestier, son étude montre bien, dans tous les cas, la nécessité d'organiser la gestion de ces diverses formes d'exploitation en les conciliant avec les possibilités de la forêt.

Les demandes des usagers de la forêt se sont certes transformées au cours des siècles mais il n'en demeure pas moins que les principes consacrés dans l'Ancien Droit pour définir les modalités d'exercice de l'usage, — prise en considération des besoins de l'usager et des capacités de la forêt, alternance et cantonnement —, restent des sources d'expérience de valeur prouvée, que les gestionnaires de l'espace forestier du vingtième siècle se doivent de conserver, non seulement pour références, mais aussi pour les adapter à l'utilisation de nouveaux droits d'usage.

La forêt connaît depuis deux ou trois décennies un essor de sa fonction sociale, marqué par une fréquentation de plus en plus importante, qu'il s'agisse d'une fréquentation libre ou d'une fréquentation «organisée» dans le cadre de conventions d'ouverture des espaces boisés classés ou des biens acquis par un organisme étatique.

Cette fréquentation est souvent créatrice de nouveaux usages et génératrice de problèmes de responsabilité; envisagées sous l'angle du droit commun ou contractuel, les règles de la responsabilité civile apparaissent inadéquates et peu déterminantes pour inciter les propriétaires privés à ouvrir leurs forêts au public et c'est dans le cadre des dispositions relatives aux problèmes de responsabilité qu'a pris corps la notion de service public de l'aménagement des loisirs en forêt, notion qui apparaît également dans les actes de réglementation de la police municipale des espaces ouverts au public.

Cette situation impose que soit établi un système de gestion concertée entre les divers usagers. Notre législation s'est orientée dans cette voie en 1963, en organisant par la loi

Comte Offenbach l'équilibre agro-sylvo-cynégétique; mais, depuis le vote de cette loi, le nombre des usagers de l'espace naturel a considérablement augmenté et les formes d'utilisation des ressources naturelles se sont largement diversifiées, aussi le concept retenu par la loi Comte Offenbach est-il devenu insuffisant: il doit évoluer désormais pour s'améliorer et faire place à celui de gestion concertée dans le cadre d'un équilibre agro-sylvo-cynégétique dont le fondement juridique repose sur la coordination de la loi Comte Offenbach et de l'article 1er de la loi du 10 juillet 1976.

S'il est du devoir des pouvoirs publics de veiller à la bonne gestion de la forêt par les propriétaires privés, l'Etat ne saurait décider seul du sort des forêts, fussent-elles publiques. Il doit associer à la gestion de celles-ci toutes les parties prenantes, représentatives des intérêts des utilisateurs actuels et de ceux des générations futures, qu'il s'agisse des diverses catégories d'usagers, des collectivités locales, ou des associations de protection de la nature.

Mais, plus encore, cette forme de gestion concertée d'un territoire doit s'intégrer dans le cadre d'une politique globale de développement et d'aménagement des zones forestières et agricoles en vue d'éviter les conflits entre les divers intéressés.

C'est pourquoi, si l'on ne peut qu'encourager et accueillir favorablement l'initiative de certains usagers qui se groupent en vue d'assurer cette politique, il nous faut regretter l'absence de toute mesure législative en ce sens: il y a là une lacune de notre droit et, il appartient aux pouvoirs publics de la combler en réalisant les importantes réformes nécessaires pour assurer la préservation et le transfert de notre patrimoine naturel aux générations futures.

Si le droit forestier doit s'imposer aux usagers et à l'administration, la loi forestière devrait aussi réaliser une synthèse permettant à la fois d'intégrer la gestion des forêts au sein du Ministère de l'Environnement et d'organiser la concertation entre les deux administrations — Agriculture et Environnement — ayant principalement à connaître des problèmes forestiers.

Le temps n'est plus, en effet, d'essayer d'aménager par retouches successives notre législation de la nature: c'est à une refonte totale de notre Code rural que le législateur doit être convié, en vue d'assurer, dans l'intérêt général, un développement harmonieux de l'espace naturel, tant sur le plan écologique que sur le plan économique.

Cette réorganisation, nécessaire, bien sûr, le réaménagement des divers articles de ce code en tenant compte des différentes lois récentes mais elle ne peut se concevoir que si l'on a, auparavant, défini la notion juridique de territoire servant de support aux différentes activités qu'il accueille, et établi le statut juridique de ce territoire.

Seule, cette réforme, dont il ne faut sous-estimer ni l'ampleur, ni les difficultés, permettrait de doter notre pays d'un véritable code de protection de l'environnement, libérant enfin ce domaine de notre Droit de l'excès d'une réglementation trop technique, trop dispersée, trop fragmentaire et trop souvent inefficace.

Christian COCQUEMOT. — *Étude faunistique du peuplement d'Araignées des biocénoses céréalières dans le Bassin parisien*. Diplôme Supérieur de Recherche de l'Université Paris-Sud, présenté le 29 juin 1988

Cette étude sur les Araignées des biocénoses céréalières est une contribution au développement de la lutte intégrée en grande culture.

Les Araignées sont présentes toute l'année dans les cultures ; de plus, du fait de leur régime alimentaire varié (prédateurs polyphages), elles ne dépendent pas de la présence d'une proie particulière. Ces caractéristiques leur confèrent la possibilité d'enrayer la colonisation de certains ravageurs (notamment les pucerons) avant que ceux-ci n'atteignent les seuils de nuisibilité.

Les études visant à préciser le rôle de ces Arthropodes dans les milieux céréalières sont récentes en Europe et ce travail constitue une première référence pour la France.

Les données ont été obtenues à partir de sept années de piégeage effectués dans trois champs du Gâtinais (région naturelle située au Sud de Paris) mettant en oeuvre deux techniques de prélèvement : les pots-pièges et les plateaux colorés. Deux types de rotation courtes étaient suivis : blé-mais et blé-dicotylédones (betterave ou pois-haricot).

En dehors des individus immatures, la quasi totalité du matériel récolté a été identifiée au niveau spécifique par l'examen des pièces génitales des mâles et des femelles. L'inventaire qui a été effectué, et qui ne peut être considéré comme exhaustif, fait apparaître la présence de 104 espèces d'Araignées dans les biocénoses céréalières ; elles appartiennent à 17 familles différentes parmi lesquelles, les Erigonidae (26 spp.) et les Linyphiidae (20 spp.) sont les mieux représentées.

La composition de cette faune présente de grandes similitudes avec celles notées par ailleurs en Europe ; toutefois la fréquence de *Milleriana inerrans* (O.P. Camb.) et d'*Ostearius melanopygius* (O.P. Camb.) mérite d'être soulignée, ainsi que la présence constante et régulière d'*Entelecara graeca* (O.P. Camb.).

La richesse faunique des cinq cultures étudiées est différente. On note respectivement 22, 20, 64 et 80 espèces pour le pois-haricot, la betterave, le maïs et le blé. 13 espèces seulement sont communes aux cinq cultures tandis que 35 se trouvent conjointement dans les trois sites.

La composition faunique de ces sites est également différente : on a recensé 82 espèces à Ury contre 64 à La Chapelle-la-Reine et 49 à Dadonville. Ces différences ont pour origines l'environnement immédiat des champs et le type de rotation qui y est pratiqué.

La technique de prélèvement par pots-pièges a permis de capturer 92 espèces sur 104, ce qui confirme son intérêt pour ce genre d'étude ; de leur côté, les plateaux colorés ont capturé 47 espèces.

28 810 Araignées ont été capturées au cours de l'étude, dont 86,7 % par les pots-pièges. Elles représentent en moyenne 27,6 % de prédateurs polyphages (Carabidae, Staphylinidae et Araignées), ce qui est inférieur aux proportions notées par ailleurs en Europe.

Les Araignées sont plus abondantes dans le blé que dans le maïs d'une même rotation. Ces écarts ont pour origine les travaux aratoires que nécessite le maïs avant son semis et qui détruisent une grande partie de la population arachnologique en place et réduit les possibilités de colonisation.

Un petit nombre d'espèces constitue l'essentiel du peuplement arachnologique de biocénose céréalière, ce qui est conforme aux conclusions des travaux européens antérieurs. Nous pouvons considérer que les espèces suivantes sont particulièrement bien adaptées au milieu étudié et méritent l'appellation d'Araignées agrophiles : *Oedothorax apicatus* (Blackw.) (41,5 % des captures), *Lepthyphantes tenuis* (Blackw.), *Erigone atra* (Blackw.), *Entelecara graeca*, *Bathypantes gracilis* (Blackw.), *Meioneta rurestris* (C.L. Koch), *Erigone dentipalpis* (Wider), *Pardosa pratvaga* (L. Koch), *Zelotes luteianus* (L. Koch), *Porrhomma microptalmum* (O.P. Camb.) et *Erigone vagans* Sav. et Aud..

Les techniques de prélèvement utilisées ont permis de suivre l'évolution de l'activité des Araignées au cours de l'essentiel de la période de végétation des cultures. Les profils des courbes de captures hebdomadaires montrent des différences entre les cultures qui sont dues à la phénologie de la plante et aux interventions mécaniques de printemps.

Les périodes d'activité notées pour cinq espèces (*O. apicatus*, *L. tenuis*, *E. atra*, *E. graeca* et *P. pratvaga*) dans le maïs sont la reprise et la continuité de celles observées dans le blé. La sexe-ratio des captures de ces espèces montre une dominance logique des mâles par rapport aux femelles, à l'exception d'*O. apicatus* : dans ce cas, les femelles changent fréquemment de site pour tisser des toiles et sont ainsi mieux représentées dans nos prélèvements que les mâles.

Le parallèle fait entre les périodes d'activités des Araignées reconnues consommatrices de pucerons et les périodes de colonisation des cultures par les aphides permet d'estimer le rôle régulateur potentiel des Araignées sur le développement des populations aphidiennes, qui s'avère surtout intéressant dans le blé. Les espèces *O. apicatus* et *L. tenuis* sont susceptibles d'exercer la pression la plus appréciable — et de façon complémentaire — sur les colonies de pucerons en cours d'installation ; mais elles ne doivent pas faire oublier les 102 autres espèces dont l'action vient s'ajouter à la leur.

ANALYSES D'OUVRAGES

ANNUAL REVIEW OF ENTOMOLOGY. — Volume 34, 1989. Un volume relié 583 pages. Annual Reviews Inc., Palo Alto, California. Prix : 38 dollars. ISBN : 0-8243-0134-X

Comme tous les volumes de la série celui-ci réunit des articles de synthèse qui seront utiles à tous ceux qui s'intéressent aux divers aspects de l'entomologie. Parmi les 24 articles nous citerons les 18 titres suivants qui sont de nature écologique et dont beaucoup traitent d'entomologie appliquée

— L. E. CALTAGIRONE et R.L. DOUTT. The history of the *Yedalia* beetle importation in California and its impact on the development of biological control.

— G. P. FITT. The ecology of *Heliothis* species in relation to agrosystems

— E.G. KING et R.J. COLEMAN. Potential for biological control of *Heliothis* species.

— D. M. SODERLUND et J.R. BLOOMQUIST. Neurotoxic actions of pyrethroid insecticides.

— S. FINCH. Ecological considerations in the management of *Delia* pest species in vegetable crops.

— L.G. ARLIAN. Biology, host relations, and epidemiology of *Sarcoptes scabiei*.

— D. GERLING, H.H.W. VELTHUIS et A. HEFETZ. Bionomics of the large carpenter bees of the genus *Xylocopa*.

— J.F.A. TRANIELLO. Foraging strategies of ants.

— R.J. LAMB. Entomology of oilseed *Brassica* crops.

— J.R. RILEY. Remote sensing in entomology.

— J.W. TODD. Ecology and behavior of *Nezara viridula*.

— A.L.L. KNIGHT et G.W. NORTON. Economics of agricultural pesticide resistance in Arthropods.

— D.R. PAPAJ et R.J. PROKOPY. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects.

— H. MEEUSEN et G.G. WARREN. Insect control with genetically engineered crops.

— J.D. LATTIN. Bionomics of Nabidae.

— M.D. BENTLEY et J.F. DAY. Chemical ecology and behavioral aspects of mosquito oviposition.

— C.P. HAWKINS et J.A. MACMAHON. Guilds : the multiple meanings of a concept.

— M.J. CRAWLEY. Insect herbivory and plant population dynamics.

LEISHMANIA. TAXONOMIE, PHYLOGENÈSE, APPLICATIONS ECO-EPIDEMIOLOGIQUES. Colloque international CNRS/INSERM/OMS tenu à Montpellier en 1984. Un volume relié 537 pages. Editions de l'Institut méditerranéen d'études épidémiologiques et écologiques, Montpellier 1986.

Organisé et animé par notre Collègue J.A. RIOUX ce colloque international sur les *Leishmania* présente un véritable caractère multidisciplinaire, ce qui en fait l'intérêt. Protozoaires parasites de grande importance médicale dans certains pays, parasites également de divers animaux tels que de Reptiles, les *Leishmania* sont ici étudiés sous trois aspects principaux : celui de la taxonomie, de la phylogénèse, de l'épidémiologie et des foyers d'infection. La classification des *Leishmania* fait appel à de nombreux critères. À ce propos un certain nombre d'articles généraux, qui peuvent intéresser tous les zoologistes, font le point sur les méthodes de taxonomie numérique, de classification automatique et de leurs applications au cas des *Leishmania*. Les critères biochimiques (protéines de surface, lectines, enzymes) sont fréquemment utilisés et plusieurs exemples sont fournis. Le but est de tenter de réaliser une classification acceptable de ces organismes.

Le deuxième aspect qui est abordé est celui de la phylogénèse qui fait appel à des données d'ordre génétique, écologique et chorologique. Les diverses tentatives visant à établir des phylogénies et leurs résultats sont présentées. On notera en particulier l'article «approches cladistiques du genre *Leishmania*» qui met en œuvre sur un cas concret des concepts théoriques relativement nouveaux et encore peu utilisés.

La troisième partie est consacrée à l'analyse des foyers de leishmaniose et à des études épidémiologiques. On notera que les analyses réunissent étroitement les données zoologiques, taxonomiques, écologiques, épidémiologiques, pour conduire à des indications pratiques. L'article intitulé «Les leishmanioses cutanées du bassin méditerranéen occidental. De l'identification enzymatique à l'analyse éco-épidémiologique. L'exemple de trois foyers tunisiens, marocain et français» montre bien comment le recours à diverses méthodes d'étude permet de résoudre un problème pratique de parasitologie humaine.

Les deux derniers articles présentent la structure et le fonctionnement de deux centres internationaux (Londres et Montpellier) de conservation et d'identification des *Leishmania*. Ce volume, qui est luxueusement présenté et abondamment illustré renferme des données intéressantes sur des sujets très divers de biologie. On notera qu'il y a autant d'articles en Français qu'en Anglais, provenant d'auteurs appartenant à divers pays d'Europe, d'Afrique et d'Amérique du Sud.

Guy RIBA et Christine SILVY. — **Combattre les ravageurs des cultures. Enjeux et perspectives.** Un volume 230 pages, 68 figures et 4 planches en couleurs. Editions de l'INRA, Paris, 1989. Prix : 150 francs. ISBN : 2-7380-0069-X.

Il est établi que les ravageurs des cultures prélèvent une part importante des récoltes que certaines estimations évaluent à 20 p. cent ou même plus à l'échelle mondiale. Face à une population humaine en croissance rapide il est important de combattre ces ravageurs. Ce livre est consacré à la lutte contre les ravageurs animaux Invertébrés c'est-à-dire les Insectes, les Acariens et les Nématodes. Après avoir présenté quelques-uns des ravageurs les plus importants et appelé l'existence des pesticides, leur mode d'action, l'importance de leur marché et leurs inconvénients majeurs aujourd'hui bien connus, les auteurs montrent qu'une «nouvelle stratégie phytosanitaire» s'impose. Celle-ci est représentée par la lutte biologique, prolongée et complétée par la lutte intégrée.

L'étude des divers procédés de lutte biologique constitue donc la majeure partie du livre. Il est tout d'abord rappelé qu'une notion écologique importante est à la base de la gestion phytosanitaire des agrosystèmes. Il s'agit de la dynamique des populations des ravageurs qui permet de prévoir les variations d'abondance des insectes et de définir divers seuils : seuil de nuisibilité, seuil de tolérance économique, seuil d'intervention indicatif. Les principes théoriques de ces études sont clairement présentés et des exemples concrets fournis.

Les méthodes de lutte biologique sont regroupées sous quatre rubriques.

1. Des plantes cultivées moins sensibles aux ravageurs. Il s'agit d'obtenir des variétés résistantes et d'aménager les techniques culturales.

2. Réduction du potentiel biotique des ravageurs. On peut modifier le comportement des ravageurs (phéromones, substances allélochimiques), réduire leur fécondité (lâchers de mâles stériles, incompatibilité cytoplasmique, introduction de gènes létaux) ; dérégler les mécanismes endocrines des ravageurs (à l'aide par exemple d'analogues de l'hormone juvénile) ; modifier la synthèse de l'exosquelette ; dérégler le fonctionnement du système nerveux.

3. Respect et valorisation des auxiliaires. Sous cette rubrique sont présentées les méthodes qui utilisent divers auxiliaires (insectes, champignons, virus, bactéries) entomopathogènes. La lutte intégrée qui unit une lutte chimique raisonnable respectant les organismes utiles et la lutte biologique est ensuite décrite sous ses aspects théoriques et pratiques, avec description de plusieurs exemples concrets (comme la lutte contre le carpocapse ou la pyrale du maïs).

Ce livre est très intéressant tout d'abord en raison de sa présentation très pédagogique et très claire qui séduira aussi bien le praticien que l'étudiant ou l'enseignant. Il donne pour toutes les méthodes de lutte biologique les fondements théoriques de biologie sur lesquelles elles s'appuient, que ce soit au niveau de la biochimie, de la physiologie, de la biologie cellulaire ou de l'écologie des populations. Tous ces rappels sont très intéressants et bien souvent procèdent de découvertes relativement récentes. Des annexes mentionnent les ravageurs des principales cultures, énumèrent divers exemples d'acclimatation réussie d'insectes entomophages, la liste des préparations commerciales de bactéries, de virus ou de champignons utilisés en lutte biologique ; quelques exemples de traitements biologiques récents en France sont également cités.

J. VOEGELE et J. VAN LENTEREN (éditeurs). — **Les Trichogrammes et autres parasites oophages.** Un volume 644 pages, éditions de l'INRA, Paris, 1988. Collection Les colloques de l'INRA n°43. ISBN : 0293-1915.

Ce gros volume regroupe les communications qui ont été présentées à un colloque franco-chinois en 1986. On sait que les Hyménoptères parasites oophages du genre *Trichogramma* ont permis d'importants succès dans la lutte contre divers ravageurs des cultures. Dans ce livre on trouvera beaucoup de renseignements d'ordre zoologique sur les *Trichogramma*, ainsi que les résultats des essais de production de masse et des diverses tentatives réussies ou non de lutte biologique.

R. DAJOZ

M. BOULETREAU et G. BONNEAU (éditeurs). — **Les insectes parasitoïdes.** Un volume 170 pages, éditions de l'INRA, Paris 1988. Collection «Les colloques de l'INRA» n°48. ISBN : 2-7380-0078-9.

Un colloque qui s'est tenu à Lyon en 1987 est à l'origine de cette publication. Elle montre l'importance théorique (écologie et biologie des populations) et pratique (lutte biologique par exemple) que l'on reconnaît aujourd'hui aux insectes parasitoïdes (essentiellement des Hyménoptères et des Diptères) qui représentent à eux seuls au moins 15 p. cent de toutes les espèces d'insectes. Les sujets abordés au cours de ce colloque sont très divers : découverte des hôtes, nutrition et développement des stades larvaires, génétique, morphologie, biologie des populations et biologie évolutive, ainsi que divers articles de synthèse. On remarquera l'importance prise dans ce colloque par les chercheurs français, bien que tous les articles sauf deux soient écrits en anglais.

R. DAJOZ

VICTOR A. ZASLAVSKI. — **Insect development. Photoperiodic and temperature control.** Un volume relié XI + 187 pages. Springer éditeur, Berlin et New-York, 1988. Prix 158 DM. ISBN : 3-540-18573-9

Cet ouvrage est la traduction d'un livre publié précédemment en russe. Le rythme et la vitesse du développement jouent un grand rôle dans la dynamique des populations d'insectes. Le développement des insectes dépend, dans une large mesure, de facteurs du milieu parmi lesquels la photopériode et la température sont prédominants. Ces domaines de recherche ont été très pratiqués par les auteurs russes et on trouve dans ce livre des références à nombre de leurs publications. C'est pourquoi ce livre sera utile. Il complète et met à jour un ouvrage plus ancien écrit par DANILEVSKI et intitulé *Photoperiodism and seasonal development of insects*, paru en 1965.

R. DAJOZ

Alain DRAGESCO. — *Les coqs de bruyère, la gelinotte et le lagopède*. Un volume relié 64 pages, 80 photographies en couleurs et en noir. Payot éditeur, Lausanne, 1989. Prix : 89 francs. ISBN : 2-601-02221-3.

Ce volume paraît dans la collection «Comment vivent-ils ?». La famille des Tetraonidés est représentée par 17 espèces dont 4 seulement intéressent le territoire français et sont traitées ici. Ce sont le grand tetras (*Tetrao urogallus*), ou grand coq de bruyère ; le petit coq de bruyère (*Lyrurus mutus*), la gelinotte (*Tetrastes bonasia*) et le lagopède (*Lagopus mutus*). Ces oiseaux sont très intéressants par leur morphologie, leur écologie et leur comportement. A l'exception du lagopède ils sont tous menacés soit par une chasse abusive soit par la destruction de leurs biotopes. Tous sont localisés en France à des zones d'altitude de moyenne ou de haute montagne les plus paisibles. Ce petit livre très bien fait présente la morphologie et surtout l'écologie et le comportement de ces oiseaux d'une façon à la fois très claire et très complète. L'illustration photographique est originale et de qualité. C'est un livre qui est à recommander à tous ceux qui sont intéressés par la biologie des Vertébrés.

Dans la même collection d'autres volumes, tout aussi remarquables sont parus. Citons :

Philippe GENIEZ et Pierre GRILLET. — *Les vipères et les couleuvres*. Une étude de tous les serpents de l'Europe et de l'Afrique du Nord, avec de bonnes photographies et des cartes de répartition. J.F. NOBLET. — *Les chauves-souris*. Étude des chauves-souris de France. C.P. MERMOD et P. MARCHESI. — *Les petits carnivores*. Fouine, Martre, Putois, Hermine, Belette.

R. DAJOZ

John VANDERMEER. — *The ecology of intercropping*. Un volume relié XI + 237 pages. Cambridge University Press, 1989. Prix : 30 livres sterling. ISBN : 0-521-34592-8

Il ne paraît pas beaucoup de littérature en France dans le domaine des cultures mixtes et de l'Agroforesterie en général, mais les lecteurs du *Bulletin d'Écologie* se rappelleront peut-être avoir vu passer en 1984 un article qui présentait ce concept à l'occasion des expériences tentées en région forestière tropicale (au Gabon) sur des cultures de plusieurs espèces végétales en mélange, arbres principalement (MILQUÉL et HLADIK). Le livre de John VANDERMEER tente, comme l'explique son auteur, d'intéresser à la fois les agronomes qui travaillent en utilisant les connaissances et les techniques empiriques des paysans et les écologistes qui travaillent sur les théories. Pourquoi le système d'une espèce «A» cultivée en mélange à une espèce «B» sera-t-il plus rentable que celui de la culture de «A» seule plus celle de «B» seule ? L'auteur ne présente pas une revue bibliographique, ni sur les théories de l'écologie, ni sur toutes les recherches sur les cultures mixtes (seules quelques combinaisons d'espèces sont examinées, prises essentiellement deux à deux). En revanche, il tente de rapprocher le point de vue empirique et celui des théoriciens.

La qualification de la performance fait l'objet du premier chapitre en laissant totalement de côté les aspects économiques et sociologiques. Deux valeurs servent de références : LER (Land Equivalent Ratio) et RYT (Relative Yield Total). Ensuite, deux chapitres-clés concernent l'un les problèmes de compétition (notion de niches, compétition forte ou réduite, exclusion ou co-existence, etc...), l'autre les questions de facilitation. Tout le reste du livre confronte ces quelques principes simples issus de l'écologie théorique avec des situations simples aussi pour des agro-écosystèmes sim-

plifiés. Les cas d'associations avec des plantes pérennes et les questions des mauvaises herbes sont aussi envisagés. Les explications du fonctionnement de ces systèmes sont souvent supportées par de savantes formules mathématiques, le propos de l'auteur étant de rechercher des modèles. Puisse ce livre favoriser la réflexion des écologistes sur l'intérêt des cultures mixtes !

A. HLADIK

R. CALVET (éditeur). — *Études sur les transferts d'eau dans le système sol-plante-atmosphère*. Un volume 362 pages. Editions de l'INRA, Paris, 1988. Prix : 120 francs. ISBN : 2-7380-0006-1.

Ce livre est un ouvrage collectif qui réunit 16 articles représentant des recherches effectuées en France. Trois parties sont successivement abordées : les propriétés physiques des sols et les transferts ; les transferts d'eau entre le sol et le système racinaire ; les bilans hydriques et énergétiques et la consommation en eau des cultures. Divers essais de modélisation sont présentés par exemple en ce qui concerne le bilan de l'eau en forêt ou la circulation de l'eau dans la plante.

R. DAJOZ

R.W. PEARCY, J. EHRLINGER, H.A. MOONEY et P.W. RUNDEL (éditeurs). — *Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation*. Un volume relié XIX + 457 pages. Chapman and Hall éditeurs, Londres et New York, 1989. Prix : 52 livres sterling. ISBN : 0-412-23230-8.

Ce livre a pour but de fournir au chercheur les bases méthodologiques nécessaires à la pratique de la physiologie végétale sur le terrain ; puis de décrire les techniques qui peuvent être employées ainsi que le matériel disponible. De très nombreux sujets sont traités et ils couvrent un large éventail des besoins en écophysiologie végétale. Voici la liste des sujets traités : Water in the environment ; Measurement of wind speed near vegetation ; Soil nutrient availability ; Radiation and light measurements ; Temperature and energy budgets ; Measurement of transpiration and leaf conductance ; Plant water status ; Hydraulic resistance and capacitance ; Approaches to studying nutrient uptake, use and loss in plants ; Photosynthesis principles and field techniques ; Crassulacean acid metabolism ; Stable isotopes ; Canopy structure ; Growth, carbon allocation and cost of plant tissues ; Root systems ; Field methods used for air pollution research with plants. De nombreux exemples concrets, une abondante bibliographie font que ce livre rendra certainement des services à tous ceux qui sont intéressés par l'écophysiologie végétale.

R. DAJOZ

J.N. CAPE et coll. — *Early diagnosis of forest decline*. Un volume 68 pages. Institut of terrestrial ecology, 1988. Prix : 5 livres sterling. ISBN : 1-870393-07-4

Des études sur l'épicéa, le pin sylvestre et le hêtre ont été faites dans diverses régions d'Allemagne, des Pays-Bas et de Grande-Bretagne dans le but de mettre au point des tests pour la détection précoce du dépérissement des forêts sous

l'influence de la pollution atmosphérique. Les résultats obtenus, qui ont été très différents d'une région à l'autre, sont réunis dans ce livre. Des suggestions sont faites pour poursuivre les recherches et pour obtenir des données fiables en vue d'un diagnostic précoce du dépérissement des forêts sous l'influence des pollutions atmosphériques

R. DAJOZ

Marius JACOBS. — *The tropical rain forest. A first encounter*. Un volume XVI + 295 pages. Springer éditeur, Berlin 1988. Prix : 64 DM. ISBN : 3-540-17996-8

Ce livre est une traduction mise à jour d'une publication en néerlandais parue en 1981. Après un premier chapitre qui explique comment les naturalistes peuvent entreprendre l'étude de la forêt tropicale, les autres chapitres sont consacrés au climat, aux sols, aux arbres et aux autres formes de vie végétale, à la composition spécifique et à la diversité ; les différences entre forêt primaire et forêt secondaire sont précisées, puis les forêts tropicales de l'Amérique, de l'Afrique et de l'Asie du sud est sont décrites. Les relations entre végétaux et animaux, importantes dans ces forêts, font l'objet d'un chapitre spécial. Une étude fort intéressante est consacrée aux mécanismes de la spéciation. Une part importante du livre est consacrée aux atteintes de toutes sortes que subissent les forêts tropicales et à la protection nécessaire de ce qui en reste encore. Ce livre est intéressant car l'auteur a une connaissance directe de beaucoup de forêts tropicales. L'illustration est souvent originale avec en particulier des reproductions de gravures du XIX^e siècle qui montrent comment les premiers botanistes explorateurs ont perçu la forêt tropicale et sa luxuriance. On remarquera que l'auteur n'est guère optimiste quant aux chances de survie de la forêt tropicale. Il est selon lui urgent de créer des réserves suffisamment vastes pour conserver un énorme potentiel génétique que nous sommes en train de détruire.

R. DAJOZ

R. GORENFLOT. — *Biologie végétale. Plantes supérieures*. Tome 2. *Appareil reproducteur*. Deuxième édition révisée et augmentée. Un volume broché 264 pages. Masson éditeur, Paris, 1989. Collection «Abrégés de Sciences». Prix : 114 francs. ISBN : 2-225-81518-6.

Cette deuxième édition d'un livre consacré à l'appareil reproducteur des végétaux supérieurs conserve le plan de la première édition avec divers compléments intéressants le texte et l'illustration. Sous une forme relativement concise, cet Agrégé apporte des données bien ordonnées et abondamment illustrées. C'est un très bon manuel pour l'étudiant. Voici le sommaire de ce livre :

L'opposition Thallophytes-Cormophytes. — Les notions de gamétophyte et de sporophyte. — L'organisation de la fleur des Angiospermes. — Le développement et la nature de la fleur des Angiospermes. — Les inflorescences des Angiospermes. — Le sporophyte des Cormophytes. — Les inflorescences des Angiospermes. — Le sporophyte des Cormophytes. — La phylogénèse des organes reproducteurs. La biologie de la reproduction. — La dissémination de l'espèce et les cycles de développement. — Les caractères des grands groupes de Cormophytes et les grandes lignes de leur classification. — L'origine et les grandes tendances évolutives des groupes de Cormophytes.

R. DAJOZ

A.F. HARRISON, P.M. LATTER, D.W.H. WALTON (éditeurs). — *Cotton strip assays : an index of decomposition in soils*. Un volume 176 pages. Institute of terrestrial ecology, 1988. Prix : 5 livres sterling. ISBN : 1-870393-06-6.

Le fonctionnement des écosystèmes terrestres est sous la dépendance de la décomposition permanente de la matière organique dans les sols. Pour étudier la vitesse de décomposition de cette matière organique, une procédure standard a été mise au point. Elle consiste à enfouir dans le sol des fragments de tissu de coton. Au début cette méthode était utilisée uniquement pour évaluer la vitesse de décomposition de la cellulose ; elle est aujourd'hui considérée comme un moyen valable d'étude du potentiel de décomposition de la matière organique en général dans le sol. Ce volume fait le point sur les méthodes utilisées et les concepts théoriques sous-jacents ; il présente ensuite les résultats obtenus sous différents climats. Cette mise au point sera certainement utile à tous les spécialistes de la biologie des sols.

R. DAJOZ

Denis BAIZE. — *Guide des analyses courantes en pédologie*. Un volume relié 172 pages. Editions de l'INRA, Paris, 1988. Prix : 100 francs. ISBN : 2-7380-0075-4.

Cet ouvrage est un guide pratique qui est destiné à aider tous ceux qui veulent étudier les sols, dans le choix des analyses à faire et dans l'interprétation des résultats. Voici la liste des sujets traités :

Les éléments grossiers. — L'humidité à 105°C ou humidité résiduelle. — Le carbone et la matière organique. — La perte au feu. — L'analyse granulométrique. — Calcaire actif et calcaire total. — PH eau et pH KCl. — Capacité d'échange ou CEC. — Cations échangeables, acidité d'échange, taux de saturation, taux d'acidité d'échange. — Fer, aluminium et manganèse. — Les analyses chimiques totales. — Les éléments totaux. — Diffraction X. — Densité apparente, porosité. — Humidités caractéristiques. — Tests de stabilité structurale et de percolation. — Sols posant des problèmes particuliers

R. DAJOZ

Jean BOULAIN. — *Histoire des pédologues et de la science des sols*. Un volume 298 pages. Editions de l'INRA, Paris, 1989. Prix : 110 francs. ISBN.

Il n'existe pas beaucoup de livres consacrés à l'histoire des sciences en France et il n'en existait pas du tout sur l'histoire de la pédologie. Le livre de J. BOULAIN est un des plus documentés qui existe sur le sujet. Science relativement jeune, la pédologie trouve cependant quelques racines dans des temps reculés. Six périodes principales sont distinguées :

1. De la Préhistoire à la Renaissance (jusqu'en 1600)
2. De 1600 à 1750, l'émergence des problèmes pratiques et théoriques que pose l'étude des sols.
3. De 1750 à 1840, l'aurore de l'agronomie moderne avec en particulier la connaissance du cycle du carbone.
4. De 1840 à 1880, période où l'on élucide le problème des engrais (sauf celui de l'azote).

5. De 1880 à 1910, époque qui voit la naissance de la pédologie génétique avec le russe DOKOUCHEV et ses successeurs.

6. De 1905 à 1945 l'ère des spécialistes

7. La période contemporaine.

Très documentée cette histoire de la science des sols est de plus caractérisée par la présentation de plus de 600 biographies de précurseurs, dont certains étaient bien oubliés. Une bonne bibliographie complète le texte. On remarquera que J. BOULAIN, pédologue connu avait déjà publié dans diverses revues plus d'une dizaine d'articles consacrés à divers aspects de l'histoire de la pédologie.

R. DAJOZ

Michel CAMPY et Jean Jacques MACAIRE. — **Géologie des formations superficielles. Géodynamique, faciès, utilisation.** Un volume broché 448 pages. Masson éditeur, Paris, 1989. Prix : 300 francs. ISBN : 2-225-81426-0.

Il est habituel, en géologie, de distinguer deux ensembles facilement reconnaissables : Le substrat constitué de roches dures et cohérentes assez rarement visible en dehors de quelques affleurements. Les formations superficielles qui recouvrent le substrat et le masquent plus ou moins. Les formations superficielles intéressent tout particulièrement les activités humaines (agriculture, recherche de l'eau et de matériaux de construction). L'originalité de ce livre est de traiter avec suffisamment d'ampleur, de ces formations qui sont souvent négligées ou dont l'étude est dispersée dans les manuels de géologie. Les auteurs distinguent deux types de formations superficielles. Les formations autochtones sont en relation directe avec le substrat qui les porte et qui leur a donné naissance. Ces formations sont les altérites provenant de l'altération d'origine météorique du substrat, les sols actuels et fossiles, les dépôts de versant et tous ceux qui apparaissent dans les régions karstiques. Les formations allochtones sont détachées de leur lieu d'origine et transportées sous l'action de divers agents externes. Ce sont les dépôts glaciaires, les formations fluviales, lacustres et palustres, les formations éoliennes et volcaniques. Les formations superficielles des littoraux marins constituent un cas un peu particulier. Toutes ces formations sont décrites avec précision ; l'illustration est abondante ; une bibliographie accompagne chaque chapitre. Une originalité du livre réside dans l'importance qui est accordée au rôle économique des formations superficielles : fourniture de matériaux et d'eau, étude de leur stabilité mécanique et de ses conséquences pour les constructions et les ouvrages d'art ; influence des formations superficielles dans le déterminisme de la spécificité des "terroirs", par exemple pour le vignoble.

R. DAJOZ

GENE E. LIKENS (éditeur). — **Long term studies in ecology. Approaches and alternatives.** Un volume relié XVI + 214 pages. Springer éditeur Berlin et New York, 1989. Prix : 98 DM. ISBN : 0-387-96743-5.

Les études à long terme, poursuivies de nombreuses années sur un site déterminé ou sur une espèce déterminée, sont indispensables en écologie. Elles seules permettent de détecter certains phénomènes rares ou épisodiques, de mettre en évidence des tendances évolutives lentes ou au contraire des processus hautement variables. L'importance de ces études

aussi bien en écologie théorique que pour l'aménagement du territoire est bien mise en évidence dans ce livre. Des exemples sont donnés parmi ce qui a déjà été entrepris (suivi des populations de grouse en Ecosse, des mésanges aux Pays-Bas, etc.). Des études rétrospectives faisant appel à des données paléontologiques (par exemple en palynologie) peuvent parfois remplacer ces études ; il en est de même des études où l'espace remplace le temps et où l'analyse consiste à comparer des écosystèmes d'âges différents. Cette méthode déjà ancienne en écologie permet par exemple de reconstituer avec beaucoup de certitude les stades d'une succession écologique.

Dans ce livre les auteurs présentent divers points de vue et divers arguments pour justifier les études à long terme et pour les organiser le mieux possible. La tendance actuelle qui consiste à réunir rapidement des résultats pour changer ensuite de sujet n'est pas forcément la bonne. Les études à long terme montrent l'intérêt des monographies qui fournissent des informations qualitatives et quantitatives précises pour un moment donné sur un écosystème. La pratique des études écologiques à long terme devrait se répandre en particulier dans notre pays. Ce livre pourra peut-être y contribuer.

R. DAJOZ

B. EBEMAN et L. PERSSON (éditeurs). — **Size structured populations. Ecology and evolution.** Un volume relié XIV + 284 pages. Springer éditeur, Berlin et New York, 1988. Prix : 148 DM. ISBN : 3-540-50188-6.

Voici un ouvrage original par son sujet. Le plus souvent les manuels qui traitent de la biologie des populations ou de la génétique des populations se bornent à considérer un ensemble d'individus homogènes quant à la taille. Les différents auteurs qui ont collaboré à ce livre apportent de nombreux faits qui montrent que les variations individuelles de taille peuvent jouer un grand rôle et ne doivent pas être négligées. Après un chapitre introductif général («dynamics of size structured populations : an overview») viennent quatre parties principales :

- The evolution of growth patterns and size.
- Population ecology and demography in size structured populations.
- Interactions in size structured populations : from individual behavior to ecosystem dynamics.
- Size abundance relations in plant and animals.

La prise en considération des structures liées aux variations de taille peut conduire à de nouveaux points de vue dans des domaines tels que l'étude des «life history» et de leur évolution, de la compétition intraspécifique, de la structure et de la dynamique des communautés. Ce livre apporte sur ces sujets et sur d'autres des idées originales qu'il est intéressant de connaître.

R. DAJOZ

S.E. LEVIN, M.A. HARWELL, J.R. KELLY et K.D. KIMBALL (éditeurs). — *Ecotoxicology : problems and approaches*. Un volume relié XII + 547 pages. Springer éditeur, Berlin et New York, 1988. Prix : 90 DM

Après une définition de l'écotoxicologie, de ses méthodes et des questions qu'elle peut résoudre, divers aspects particuliers de cette discipline sont abordés :

— Réactions des écosystèmes aux polluants de nature chimique ;

— Les métaux lourds en milieu aquatique ;

— La pollution pétrolière en milieu marin ;

— Les effets des polluants sur la composition et la structure des communautés aquatiques et terrestres.

— Les modèles en écotoxicologie avec des exemples relatifs aux transferts des polluants dans les chaînes alimentaires ;

— La bioaccumulation des polluants liposolubles ;

— Les perturbations du cycle du carbone et du cycle du phosphore ;

— L'emploi de microécosystèmes en écotoxicologie ;

Un dernier chapitre est consacré à la réglementation antipollution.

R. DAJOZ

H.F. HOWE et L.C. WESTLEY. — *Ecological relationships of plants and animals*. Un volume relié XIII + 273 pages. Oxford University Press, 1988. Prix : 24,67 livres sterling. ISBN : 0-19-504431-2.

Il existe déjà beaucoup d'ouvrages qui sont consacrés aux relations entre les végétaux et les animaux. Celui-ci, avec un nombre raisonnable de pages, paraît être un des plus complets et présenter tous les aspects du sujet. En particulier il traite des relations de tous les animaux avec les végétaux et non pas seulement des insectes. La première partie présente quelques notions d'écologie évolutive : adaptation et sélection naturelle ; comment tester les hypothèses dans ce domaine. La deuxième partie est consacrée au phénomène de «l'herbivorie». Elle expose successivement les moyens de défense et d'attaque dont disposent les végétaux et les animaux ; puis expose les conséquences écologiques des interactions entre les plantes et les animaux, et en particulier le phénomène de coévolution. La troisième partie expose les divers aspects du mutualisme (pollinisation, dispersion des semences, etc.) et les conséquences du mutualisme sur les processus de la sélection naturelle. La dernière partie est consacrée à l'analyse comparée des communautés du passé et des communautés actuelles, avec la discussion de divers problèmes intéressants comme les conséquences de la disparition des grands Mammifères dans la faune de l'Amérique centrale et de l'Amérique du sud.

R. DAJOZ

VIE DE LA SOCIÉTÉ SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

SOMMAIRE

- Compte-rendu du Conseil du 31 mai 1988
- Compte-rendu du Conseil du 8 novembre 1988.
- Groupe Ecologie du Paysage : compte-rendu de la réunion du 26 janvier 1989.
- Erratum.
- Informations diverses.

COMPTE-RENDU DE LA RÉUNION DU CONSEIL DU 31 MAI 1988 à 10 h., à l'E.N.S., 46 rue d'Ulm, 75005 PARIS

ORDRE DU JOUR :

Compte-rendu de la réunion préparatoire du prochain colloque européen (Sienne, 26 février 1988 - Actions à envisager en 1989 à l'occasion du 20ème anniversaire de la Société - Evolution du Bulletin d'Ecologie - décisions à prendre - Informations sur le Bulletin, les adhésions et les finances - Fonctionnement financier des groupes thématiques - Questions diverses

Membres présents : MM. de BEAUFORT, BELLAN, BLANDIN, CANCILA DA FONSECA, CARBIENÈRE, DAJOZ, ELKAÏM, GRENOT, Mme JEANSON, MM. LAGAUTERIE, MULLER, OZENDA, PESSON, RAMADE, TESTARD.

Membres excusés : MM. BARBAULT, BOURNAUD, CORRE, DELPECH, EUZET, LAMOTTE, PAUTOU, PERTHUISOT, Mme RICOÛ, MM. RIOUX, TOUFFET.

La séance est ouverte sous la Présidence de Monsieur OZENDA.

1. Compte-rendu de la réunion de Sienne (préparation du 5ème Symposium Européen d'Ecologie)

Le Secrétaire Général rend compte de cette réunion où il a représenté la Société avec M. BELLAN. Les autres Sociétés représentées étaient, la Società Italiana di Ecologia, la British Ecological Society, la Gesellschaft für Ökologie, la Netherlands Ecological Society, la Nordic Society OIKOS, et une Collègue représentait le Portugal (où il n'y a pas de Société d'Ecologie)

Les discussions ont permis de définir le thème et l'organisation du Symposium, dont le titre sera : «Antropogenic perturbations of ecological systems - the need for transfer from principles to applications».

Ce colloque aura lieu du 25 au 29 septembre 1989. Chaque Société assurera la diffusion de la première circulaire auprès de ses membres.

Le thème choisi est très proche de celui du colloque de Bordeaux (mai 1987), organisé par l'AFIE et la Société d'Ecologie. La France devrait donc pouvoir être très présente à Sienne.

Par ailleurs, certains Collègues étrangers ont avancé l'idée que le 5ème Symposium Européen pourrait être organisé en France, en 1992, par la Société d'Ecologie. Si cette demande se concrétisait à Sienne, il serait indispensable d'y répondre favorablement. Cette éventualité doit nous faire reconsidérer nos autres projets.

2. Actions à envisager en 1989 à l'occasion du 20ème anniversaire de la Société

Après discussion, le Conseil propose qu'un colloque du type «panorama» ou «tendances» de l'écologie en France soit organisé. M. LAGAUTERIE indique que l'AFIE a un projet de colloque en novembre 1989 à Lyon, qui coïncidera avec le 10ème anniversaire de l'AFIE, et il suggère que les deux projets soient associés. Le Conseil y est favorable ; le Secrétaire Général prendra contact avec les collègues lyonnais pour étudier la question

Cette opération étant assez lourde et dans l'éventualité d'avoir à organiser en 1992 un Symposium européen, il est décidé de ne pas s'investir davantage dans le projet de colloque d'expression française dont le principe avait été retenu antérieurement par le Conseil. La question en sera réétudiée lorsque l'on saura si la Société doit effectivement ou non organiser le Symposium européen.

Par ailleurs, à l'occasion de l'Assemblée générale de janvier 1989, une réunion thématique sur l'écologie parasitaire sera organisée les 26 et 27 janvier, en coordination avec la Société d'Entomologie (proposition de M. PESSON).

3. Évolution du BULLETIN D'ÉCOLOGIE

Le Secrétaire Général rappelle les résultats des enquêtes sur le Bulletin, en particulier en ce qui concerne l'accueil d'articles en langues étrangères. Sur 235 réponses : 144 oui, 81 non, 10 ne se prononcent pas.

Après discussion, le Conseil décide que des Collègues étrangers pourront proposer au Bulletin des articles rédigés en anglais, en allemand, en italien ou en espagnol.

Le conseil fixe ensuite des limites maximales aux articles :

- articles ordinaires : 10 pages du Bulletin, tout compris
- articles de synthèse : 15 pages
- Tribunes : 2 pages
- Résumés de thèses : 1 page (3ème cycle), 2 pages (doctorat d'État).

Les résumés de thèses pourront comprendre une illustration, mais pas de bibliographie.

De nouvelles instructions aux auteurs devront être établies en conséquence de ces décisions.

4. Information sur le Bulletin, les adhésions et les finances

La parution du fascicule I (mis en route tardivement par suite de problèmes au niveau du Secrétariat Général) est prévue courant Juin.

Le fascicule 2-3, en cours de préparation, réunira les actes du colloque d'Évisa, dont les articles ont été soumis à un contrôle coordonné entre les organisateurs du colloque et le Secrétariat général. Celui-ci a obtenu une aide de 40 000 F de la Direction de la Protection de la Nature pour cette publication.

Le fascicule 4, consacré à l'écologie du paysage paraîtra à la suite, vers le milieu de l'automne. Une aide financière de 20 000 F a été obtenue du SRETIE.

Le routage impliquant quatre livraisons, la dernière comprendra la rubrique « Vie de la Société », avec les résultats détaillés des enquêtes. Si les finances le permettent, on y réunira quelques articles en attente, afin de constituer un petit fascicule 5.

Actuellement, les finances sont assez saines : les rentrées 1988 s'effectuent assez bien et il n'a pas encore été nécessaire de toucher à nos réserves, dont on obtiendra ainsi, en juillet, des intérêts maximums.

En ce qui concerne l'évolution des effectifs de la Société, il n'y a rien de significatif à signaler. Il se posera donc le problème d'une nouvelle prospection d'ici quelques temps.

5. Fonctionnement financier des groupes thématiques

Jusqu'à présent, le groupe « Écologie du sol » n'a demandé aucune participation à la Société pour ses activités.

En revanche, lors de la formation du groupe « Écologie du paysage », il a été admis que sur une cotisation à la Société de 80 F, 50 F soient remis au groupe pour ses dépenses propres (notamment cotisations à l'International Association for Landscape Ecology). Il apparaît donc nécessaire d'harmoniser les méthodes.

La discussion fait apparaître que si tout doit être mis en œuvre pour faciliter la vie des groupes, qui peuvent avoir des besoins différents, il ne peut être question d'ouvrir des comptes (bancaires ou postaux) séparés. Les dépenses ne pouvant être ordonnancées que par le Président et payées que par le Trésorier. Toutefois, un décompte spécifique peut être tenu pour un groupe de travail, de façon à faciliter la gestion des moyens qui lui sont affectés. Le Trésorier et le Secrétaire Général sont chargés par le Conseil d'en étudier les modalités avec les responsables de groupes de travail.

6. Questions diverses

a) Le Secrétaire Général informe le Conseil de sa participation au Comité National des Sciences Biologiques, où il représente la Société. Lors de sa réunion du 18 avril 1988, le Comité a décidé des allocations attribuées pour des participations à des réunions scientifiques à l'étranger, pour un montant total de 285 KF, répartis entre un peu plus d'une trentaine de demandes individuelles ou groupées. Le total des demandes atteignait 484 KF.

Le Professeur VAGO, Président du Comité, a par ailleurs soumis à la discussion certains aspects du fonctionnement de celui-ci, puis l'organisation de la participation du Comité à l'Assemblée Générale de l'Union Internationale des Sciences Biologiques, prévue à Cambera (automne 1988).

b) Le Secrétaire Général pose le problème du remboursement éventuel des frais de déplacement des Membres du Conseil. Le Conseil propose que les cas qui se présenteraient soient étudiés individuellement.

c) La matérialisation du Prix Charles Sauvage par des médailles ou des plaques gravées avait fait l'objet de nombreuses discussions sans que des décisions soient prises. Finalement, des plaques très simples ont été réalisées à l'initiative du Secrétaire Général, qui sont présentées au Conseil. Celui-ci décide de les faire adresser aux lauréats avec une lettre du Président.

d) M. DAJOZ représentera la Société au colloque sur la réintroduction d'espèces disparues qui se tiendra à l'automne à Saint-Jean-du-Gard.

COMPTE-RENDU DE LA RÉUNION DU CONSEIL DU 8 NOVEMBRE 1988 à 14 h., à l'E.N.S., 46 rue d'Ulm, 75005 PARIS

ORDRE DU JOUR :

Propositions pour le prix SAUVAGE - Prix de la Société - Préparation de l'Assemblée Générale de janvier 1989 - Bilan des adhésions, abonnements, finances - Informations sur le Bulletin d'Écologie - Activités à prévoir en 1989 - Questions diverses

Membres présents : MM. BARBAULT, de BEAUFORT, BLANDIN, BOURNAUD, CANCELA DA FONSECA, DELPECH, EUZET, Mme JEANSON, MM. MULLER, PESSON, OZENDA, RAPP, RIOUX, TREHEN.

Membres absents et excusés : MM. BELLAN, CARBIENER, CORRE, ELKAIM, Mme GIRARD, MM. GRENOT, LAGAUTIERE, LAMOTTE, LEVIEUX, MAURIN, PAUTOU, PERTUISOT, RAMADE, Mme RICOU, MM. TESTIARD, IOUF-FET

La séance est ouverte à 14 h, sous la présidence de Monsieur OZENDA.

1. Proposition pour le Prix «Charles SAUVAGE»

Le Conseil propose à l'unanimité le nom du Professeur A.L. RIOUX, de l'Université Claude-Bernard (Lyon I).

2. Prix de la Société

Le Secrétaire Général fait le point des propositions reçues. Le Conseil adopte la même procédure que l'année précédente : envoi de rapports aux Membres et vote par correspondance.

Le Conseil décide d'attribuer un seul Prix.

3. Préparation de l'Assemblée générale du jeudi 26 janvier 1989

Le Conseil fixe l'Assemblée à 14 h, au Laboratoire d'Entomologie du Muséum, 45 rue Buffon, avec l'ordre du jour suivant : 1) Allocution du Président - 2) Désignation des Commissaires aux comptes - 3) Proclamation du Prix «Charles Sauvage» - 4) Proclamation du Prix de la Société - 5) Rapport moral - 6) Vote sur le rapport moral - 7) Rapport du Trésorier - 8) Vote sur le rapport du Trésorier - 9) Cotation et abonnements pour 1990 - 10) Questions diverses.

Messieurs EUZET, RIOUX et PESSON présentent ensuite leurs projets pour les Journées des 26 et 27 janvier 1989, organisées conjointement par la Société Entomologique de France et la Société d'Écologie sur le thème «Écologie Parasitaire».

4. Bilan des adhésions, abonnements, finances

a) Adhésions et abonnements

À la demande du Secrétaire Général, le Trésorier indique que le nombre «d'unités actives» (adhérents non abonnés, adhérents abonnés et collectivités abonnées) est de 789 au 4 novembre 1988 se décomposant comme suit :

— membres : 579 dont 47 membres étrangers ;

— abonnés : 548 dont 338 membres individuels (dont 31 à l'étranger)

Les mouvements se sont traduits par :

— 20 sorties ;

— 67 entrées dont 50 nouveaux membres — parmi lesquels 21 nouveaux abonnés individuels — et dont 17 abonnements de collectivités.

La progression de la Société en «unités actives» a donc été en un an de 6 %, il est rappelé à cet égard qu'après la validation de l'ancien fichier de la Société, le nombre d'unités actives était de l'ordre de 350 en 1983, ce qui représente plus que le doublement du nombre d'adhérents et d'abonnés depuis cette période.

b) Finances

Le Trésorier présente la situation qui fait apparaître le maintien des réserves de la Société — soit en capital la somme de 200.844,24 F. Les produits de ce capital — placés en SICA V court terme — seront à nouveau utilisés cette année pour l'équilibre du Bulletin. La trésorerie en compte-courant permet de faire face aux échéances immédiates soit notre participation de 30.000 F à la facture du Bulletin 19-2/3, le

bulletin 19-4 devra être payé sur les entrées de l'année 1989, de la même façon que le 18-4 a été à charge du budget 1988.

Le Conseil adopte les modalités d'augmentation du salaire de la secrétaire de la Société. La discussion fait ressortir la nécessité d'obtenir un soutien financier extérieur en faveur du Bulletin, et des démarches seront entreprises par le Président et le Bureau, notamment auprès du Ministère de l'Environnement.

5. Informations sur le Bulletin d'Écologie

Le Secrétaire Général explique les retards conjoncturels enregistrés en 1988 dans la parution du Bulletin. Le fascicule 2/3, consacré aux actes du Colloque sur les Vertébrés des Îles méditerranéennes, est à la fabrication et le fascicule 4, sur l'écologie du paysage, est pour partie à la composition.

En 1989, il n'y aura pas de retard. Le Secrétaire Général présente la composition des fascicules 1 et 2 et fait le point des articles soumis, susceptibles d'être publiés dans les fascicules 3 et 4.

Le Secrétaire Général présente les nouvelles «Instructions aux auteurs». En l'absence de remarques adressées par les Membres du Conseil avant la fin Novembre, ces Instructions seront réputées et entreront en vigueur à partir de janvier 1989.

À la demande du Président, un débat sur le Bulletin est ouvert. Le problème est de savoir s'il faut faire du Bulletin une revue de type international et de renforcer la sélection des articles. Messieurs TREHEN et BARBAULT rappellent que dans les instances nationales ayant à décider des recrutements et des avancements, la publication dans des revues internationales est un critère de plus en plus impératif. Un large débat s'ensuit, qui montre l'importance pour le Bulletin de publier des articles de synthèse. Le Secrétaire Général fait remarquer qu'il s'agit là d'un vœu devenu réel dans les discussions du Conseil, mais qui est fort peu suivi d'effets. M. TREHEN propose que le Bulletin publie, sous forme de «Chroniques», des compte-rendus de Colloques, proposition acceptée par le Conseil.

Étant donnée l'importance du problème, le Conseil décide d'y consacrer entièrement sa prochaine séance, qui durera une journée.

6. Activités en 1989

Le Secrétaire Général rappelle tout d'abord la participation de la Société au 5ème Symposium Européen d'Écologie, qui se tiendra du 25 au 29 novembre 1989 à Sienne (Italie). Il rend compte ensuite de la préparation du Colloque commun A.F.E.-Société d'Écologie, organisé par nos collègues de Lyon et prévu vers la fin novembre 1989. Le thème général est intitulé, pour le moment : «Échelles d'espace et de temps dans la connaissance et la gestion des systèmes écosystémiques». La première circulaire sera diffusée vers la fin de l'année.

7. Questions diverses

M. DELPECH dépose un compte-rendu sommaire du Colloque international «Phytosociologie et pastoralisme» qui s'est tenu à Paris en février 1988.

Le Conseil est informé de la tenue à Nice du 4 au 11 octobre 1989, du 16ème Congrès International des herbagés.

Enfin, le Bureau de la Société a accepté que celle-ci patronne le 7ème Congrès International de Parasitologie organisé par le Professeur GARIN (Domaine Universitaire Rockefeller, Lyon) à Paris du 20 au 24 août 1990.

GROUPE «ÉCOLOGIE DU PAYSAGE» : COMPTE-RENDU DE LA RÉUNION DU 26 JANVIER 1989

La réunion du 26 Janvier 1989, à Paris, a rassemblé une quarantaine de membres du groupe autour du thème : «méthodes d'analyse du paysage». Cinq personnes, de formation différente, avaient accepté de présenter succinctement leur approche du paysage, afin d'apporter des éléments pour la discussion.

M. RUMELHART, de l'Ecole Nationale Supérieure du Paysage, a brossé une rapide historique de l'ENSP et présenté les directions des recherches qui y sont menées, en insistant sur l'importance du travail à plusieurs échelles et sur la dimension sensible du paysage.

C. BLANC PAMART, géographe CNRS, définit le paysage comme un niveau d'organisation qui prend en compte la société. Il est une voie d'accès privilégiée de la connaissance des rapports entre nature et paysans et de la compréhension du découpage des utilisations du territoire.

Elle travaille sur des facettes écologiques : unités spatiales qui correspondent à la combinaison des facteurs écologiques et du système d'utilisation de l'espace. Sa démarche consiste à confronter les découpages spatiaux effectués par les scientifiques à ceux effectués par les agriculteurs.

BIBLIOGRAPHIE : C. BLANC-PAMART 1986, Dialoguer avec le paysage ou comment l'espace écologique est vu et pratiqué par les communautés rurales des hautes terres malgaches. In CHATELIN & RIOU (eds) Milieux et paysage. Masson.

C. AMOROS, de l'Université de Lyon, a présenté les travaux de son équipe sur les systèmes fluviaux, basés sur le concept d'hydrosystème. Les systèmes fluviaux sont hétérogènes, à la fois dans l'espace (gorges, tressages, bras d'anastomose...) et dans le temps (évolution naturelle, aménagements). Des systèmes fonctionnels peuvent y être définis. Les échanges entre unités du paysage ont un rôle fondamental dans la mise en œuvre de nombreux processus écologiques. Pour les mesurer la notion de connectivité est prise en compte, dans le cas particulier des cours d'eau la pérennité des connexions est un phénomène complexe, dans la mesure où elles varient selon les saisons.

BIBLIOGRAPHIE : C. AMOROS, J.B. BRAVARD, J.L. REY-GROBELLET, G. PAUTOU & A.L. ROUX, 1989. Les concepts d'hydrosystème et de secteur fonctionnel dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 19, 531-545.

J. GIBERT, Université de Lyon, a présenté ses travaux sur les eaux souterraines et les paysages souterrains.

Il y a des échanges importants entre le milieu superficiel et le milieu souterrain, qui peuvent concerner jusqu'à 60 % des eaux de pluies sur calcaire.

Sous les plaines alluviales se développe un système organisé différent de l'organisation de surface. On distingue des zones d'infiltration, des zones de restitution. Des unités de paysage sont définies en fonction de la circulation souterraine.

Ces eaux interviennent dans la connectivité globale du paysage.

J. LAUGA, Université de Toulouse et Centre d'Écologie des Ressources Renouvelables, a présenté des méthodes d'analyse des paysages terrestres. Il travaille sur les rapports entre les populations d'oiseaux nicheurs et l'hétérogénéité du paysage dans la vallée de la Garonne. La zone étudiée a une superficie d'environ 2.500 km² et correspond à la ripsysive. Il s'attache à déterminer les facteurs qui influencent la composition des peuplements dans les différents éléments. La superficie des bosquets n'est pas un descripteur suffisant de répartition des espèces, il faut aussi prendre en compte l'effet corridor, l'influence des formations voisines.

Quelques méthodes d'analyse de l'espace, utiles pour résoudre de telles questions, ont été présentées.

● *Effet de surface*

On peut utiliser un rapport d'allongement en assimilant les éléments à une ellipse de même surface et de même périmètre.

● *Effet de lisière*

La dimension fractale (HAUSDORFF-BESICOVITCH) donne une mesure de la complexité d'un contour.

● *Influence des bosquets du voisinage*

Chaque bosquet n'est plus défini par sa superficie mais par son potentiel forestier, fonction de l'éloignement et de la superficie des bois qui l'entourent.

● *Analyse spectrale à deux dimensions*

La méthode du variogramme, mise au point par les géologues, permet de mettre en évidence des structures qui se répètent dans le paysage.

J. LAUGA insiste sur la nécessité d'utiliser des méthodes non classiques pour aborder l'écologie du paysage.

BIBLIOGRAPHIE : P.A. BURROUGH, 1983, Multiscale sources of spatial variation in soil. 1. The application of fractal concepts to nested levels of soil variation. *J. of Soil Science*, 34, 577-597.

DISCUSSION

Il ressort de l'ensemble des présentations que quatre thématiques sont communes aux diverses approches du paysage.

- un passage par la cartographie,
- une prise en compte de l'aspect visuel,
- la dimension historique du paysage,
- la prise en compte des échanges entre éléments du paysage.

Les géographes et notamment ceux de l'école anglaise ont élaboré toute une palette d'outils de description de l'espace, qu'il serait important de connaître.

QUELQUES ÉLÉMENTS DE LA VIE DU GROUPE

Le groupe Ecologie du Paysage est une section de la société d'écologie et une «région» de l'International Association for Landscape Ecology.

Chaque membre du groupe est donc affilié à ces deux sociétés. Il reçoit le bulletin de l'IALE et la «Vie de la Société», annexe du bulletin d'écologie. Il bénéficie en outre d'une réduction substantielle sur l'abonnement à la revue «Landscape Ecology» en tant que membre de l'IALE.

REVUE LANDSCAPE ECOLOGY

Cette revue internationale référencée aux Current Contents, souhaiterait recevoir des articles européens en plus grand nombre. Ne soyez pas effrayés par le problème de la langue, l'éditeur F. GOLLEY et les lecteurs apportent une aide à la mise en forme du manuscrit.

LANDSCAPE ECOLOGY

SPB Academic publishing bv, P.O. Box 97747, 2509 GC The Hague, The Netherlands.

Abonnement à prix réduit : 105,00 Florins/55,00 US. \$ (port inclus)

Abonnement sans réduction : 205 Florins/102,50 \$

Il y a actuellement 70 personnes dans le groupe écologie du paysage, répertoriées dans un annuaire (adresse, mots-clés), mis à jour et disponibles auprès de F. BUREL (Laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés, Université de Rennes I, Campus de Beaulieu, 35000 RENNES).

L'information entre membres du groupe se fait au travers de la «vie de la société». Si vous voulez faire part de réunions, de la parution d'ouvrages, de réflexions personnelles, vous pouvez les transmettre à F. BUREL.

L'année prochaine, au moment de l'Assemblée générale de la société d'écologie, une journée de travail est prévue sur le thème des emboîtements d'échelle.

ERRATUM : Dans le «*Point de Vue*» de M. DELPECH publié dans le *Bulletin d'Ecologie*, tome 19 (4), p. 575, dernière ligne de la première colonne, il faut lire n'a de sens qu'en fonction de l'existence d'habitants !

INFORMATIONS DIVERSES

Compte-rendu sommaire du colloque
«PHYTOSOCIOLOGIE ET PASTORALISME»
 (Paris, 17 au 19 février 1988)

Cette manifestation scientifique et technique, la 16^{ème} organisée par l'Amicale Internationale de Phytosociologie dans la série de ses colloques à thème, s'est déroulée à l'Institut National Agronomique (centre de Paris). Elle a réuni 126 participants de dix pays (chercheurs, ingénieurs, techniciens, enseignants ; agronomes et universitaires). Elle a permis de faire le point sur les applications de la phytosociologie en matière herbagère et pastorale et de préciser les problèmes restant à résoudre.

60 communications ont été présentées, soit oralement, soit sous forme de poster. 12 ont traité de problèmes généraux ou méthodologiques ; 21 ont intéressé des régions herbagères françaises (Normandie, Lorraine, Vosges, Morvan, Centre-Est, Limousin, Auvergne, Alpes du Nord et du Sud) ; 17 ont concerné des pays membres de la C.E.E. (Belgique, Pays-Bas, République Fédérale d'Allemagne, Italie, Espagne) ; 2 des pays européens hors C.E.E. (Suisse, Tchécoslovaquie) ; 8 des pays d'Afrique du Nord (Algérie) ou du Moyen-Orient (Yémen du Nord).

Les thèmes abordés furent très divers :

- aspects fondamentaux (concepts, méthodologies, classification, niveaux d'organisation, dynamique, ...);
- aspects appliqués (typologie et cartographie de la végétation herbagère, bioindicateurs, diagnostic, valeur pastorale et évaluation des ressources herbagères, aide à la gestion, contrôle et suivi des évolutions, effets de la déprise pastorale, gestion conservatoire, ...).

L'ensemble des communications, interventions et discussions fera l'objet d'un volume dont la publication sera annoncée le moment venu.

Communiqué par Prof. R. DELPECH, organisateur du colloque.

LE GROUPE D'ÉTUDE DES TOURBIÈRES

Le Groupe d'Études des Tourbières (G.E.T.) est une association scientifique multidisciplinaire et internationale d'étude des tourbières. Fondé en 1986 il comprend une cinquantaine de membres : botanistes et écologistes végétaux, zoologues et écologistes animaux, palynologues, pédologues, géologues quaternaires, hydrologues, géographes, chimistes, mycologues, hydrobiologistes, algologues, climatologues, géomorphologues, archéologues.

Les objectifs du groupe sont de faire circuler l'information scientifique de manière transdisciplinaire, de promouvoir une collaboration interdisciplinaire sur des thèmes de recherches programmées, d'augmenter l'indisciplinarité (au sens de LEGAY 1986, *Oecol. Gen.* 7 (4) : 391-398), de ses membres, de concourir à une meilleure connaissance et à une synthèse des données sur les zones tourbeuses.

Le groupe organise une rencontre annuelle (communications scientifiques : 1 session sur le terrain), met en place des programmes de recherches, édite un bulletin des chercheurs travaillant sur l'écosystème tourbière et diffuse une bibliographie des travaux parus dans l'année.

Informations :

J. BRUNHES, Université de Clermont-Ferrand II, Ecologie terrestre et appliquée, Les Cèzeaux B.P. 45, 63170 AUBIÈRE ; *Adhésions* : Ph. JULVE, Station de Phytosociologie, HAENDRIES, F-59270 BAILLEUL.

CRÉATION EN FRANCE D'UN RÉSEAU
 «FORÊTS D'ALTITUDE»

En septembre dernier, les participants au Colloque International «Régénération des Forêts d'altitude» de Chambéry ont demandé expressément la constitution d'un réseau réunissant toutes les personnes dont l'activité concerne les forêts d'altitude.

La présence à Chambéry :

- du Centre International pour l'Environnement Alpin (CIEA, Campus Scientifique du Bourget-B Lac, B.P. 1104, 73011 CHAMBERY Cedex),
- de la Section Technique Inter-Régionale de l'Office National des Forêts (STIR, ONF, 12 rue Freuzer, 73000 CHAMBERY) dont les activités sont axées principalement sur ce type de forêts,
- du Laboratoire de Pédologie Biologique de l'Université de Savoie (B.P. 1104, 73011 CHAMBERY Cedex) qui centre ses recherches sur ces forêts,

a conduit les chercheurs et les praticiens du Colloque à confier conjointement à ces trois organismes le soin de prendre les contacts nécessaires à la concrétisation de leur souhait.

I. Pourquoi un tel groupe ?

L'originalité et l'importance des forêts d'altitude ne sont plus à démontrer

- rôle récréatif (tourisme, loisirs),
- rôle économique (production, conditions d'exploitation particulières),
- rôle de protection (versants et vallées en aval),
- rôle de conservation (des biotopes et de leurs biocénoses).

Pour répondre aux problèmes créés par cette diversité, il faut, non pas créer un groupe de recherche pluridisciplinaire de plus, mais constituer un réseau de liaison et d'information.

- au niveau national, pour assurer des échanges suivis entre les différents spécialistes (chercheurs ou gestionnaires) de ces systèmes,
- au niveau international, pour servir de base de contacts avec les groupes analogues existant dans d'autres pays.

2. Limites, personnes concernées

a) Limites

Des facteurs climatiques (rigueurs des températures, brèveté de la période de végétation, pluies et neige abondantes) et topographiques particuliers caractérisent la «forêt d'altitude» telle que nous l'entendons, à laquelle il convient d'ajouter les espaces non boisés à vocation forestière (reboisements naturels consécutifs à la déprise agricole, ou artificiels)

b) Thèmes

Toutes les disciplines, dès lors qu'elles concernent ou peuvent concerner les forêts d'altitude, sont invitées à collaborer au réseau

c) Personnes concernées

Il s'agit des chercheurs ou des praticiens, du secteur public ou du secteur privé, ainsi que de tous ceux dont les responsabilités ou l'activité influent sur les territoires concernés

Il est rappelé qu'un tel réseau ne vise évidemment pas à suppléer ou à concurrencer des structures déjà existantes, mais à faciliter les échanges.

3. Premiers objectifs

- a) Etablissement d'un annuaire des spécialistes.
- b) Classement thématique permettant notamment l'identification des problèmes liés à ces forêts et leurs priorités.
- c) Diffusion de ces informations
- d) Entrées en relation avec les groupes étrangers analogues.
- e) Constitution d'un pool bibliographique sur les forêts d'altitude.

Le questionnaire que vous pouvez nous demander doit nous permettre de mieux prendre en considération vos préoccupations et d'étudier les meilleurs moyens d'assurer le fonctionnement du réseau. Aussi, nous vous serions très reconnaissants de bien vouloir le retourner dès que possible à l'une des trois adresses et, le cas échéant, d'en remettre une photocopie à des spécialistes de votre connaissance que nous aurions malheureusement omis de contacter

Avec nos remerciements, nous vous prions de croire, Chers Collègues, en l'expression de nos sentiments les meilleurs

Dominique
RAMBAUD
CIEA

Dominique
LECLERC
STIR-ONF
Chambéry

Jean ANDRÉ
Université de Savoie

CONNAISSEZ-VOUS LA SOCIÉTÉ DE BIOGÉOGRAPHIE ?

Fondée en 1924, la Société de Biogéographie réunit des scientifiques issus de disciplines différentes, tous convaincus de l'importance de cette méthode d'approche de la Biologie. La vocation première de cette société est :

«L'étude de la répartition de tous les êtres à la surface du globe, à l'époque actuelle et aux périodes géologiques, des conditions de cette répartition, de la composition des flores et des faunes vivantes et fossiles, du déterminisme et des conséquences de cette composition».

De nombreux problèmes sont donc débattus au sein de la Société : les grands facteurs biogéographiques, homme y compris, la tectonique des plaques, les phénomènes de vicariance, de dispersion, d'insularité et d'endémisme. Chaque colloque, chaque table ronde (voir ci-dessous la liste de ces manifestations) organisés sous l'égide de notre Société se sont révélés fructueux. Les divers aspects de la protection ne sont pas oubliés. Nous savons tout le bénéfice que nous pouvons tirer d'une approche pluridisciplinaire. C'est pourquoi la Société de Biogéographie se veut, plus encore que par le passé, le catalyseur d'échanges fructueux entre naturalistes cherchant à expliquer la diversité des groupes et l'originalité de leur distribution. Bien que les buts poursuivis et les méthodes utilisées soient variés, les biologistes visent tous à une meilleure compréhension de l'évolution de notre Monde. La Société de Biogéographie offre l'occasion d'échanges utiles mais, pour qu'elle reste cette Société de synthèse des Sciences Naturelles que souhaitait son fondateur, Paul LEMOINE, elle a besoin des idées, des réflexions et des doutes de nombreux Naturalistes.

La Société de Biogéographie à son siège au Muséum National d'histoire Naturelle, 57 rue Cuvier, 75005 PARIS. Ses membres se réunissent le troisième jeudi de chaque mois à l'occasion d'exposés intéressant les diverses disciplines concernées. La Société publie un bulletin trimestriel.

PRINCIPAUX COLLOQUES DE LA SOCIÉTÉ DE BIOGÉOGRAPHIE

1955. — Contribution à l'étude de l'influence des glaciations sur la répartition des Flores et des Faunes. Mém. N. S. 2, 84 p., 1955, Ed. P. Lechevalier, Paris, 50 F.

1965. — Contribution à la Biogéographie des Antilles. N° spécial, 40 F.

1966. — Biogéographie du Crétacé-Eocène de la France Méridionale. N° spécial, 50 F.

1977. — Cartographie des Invertébrés Européens, 3ème Symposium international C.I.E. (compte-rendus). Mém. Soc. Biogéogr. 3e sér., 1, 1979, 50 F.

1979. — Tendances actuelles de la Biogéographie. Mém. Soc. Biogéogr. 3e sér., 2, 1981, 50 F.

1982. — L'homme, facteur biogéographique. C. R. Soc. Biogéogr. 59 (1), (2a), (2b), (3a), (3b), (3c), (4), 496 p., 1983-84, 180 F.

1986. — La notion de vicariance : aspects biogéographiques et écologiques (en collaboration avec la Société d'Ecologie et la Société Zoologique de France). Bull. Ecol. 17 (3) 145-212, 1986.

1986. — Caractéristiques écologiques et évolutives des peuplements insulaires (en collaboration avec la Société d'Ecologie et la Société Zoologique de France). Bulletin de la Société Zoologique de France.

1987. — Journée géologique de la Société de Biogéographie. Les communications paraîtront dans le compte rendu des séances de la Société de Biogéographie au fur et à mesure que les textes seront prêts.

1988. — Biogéographie historique de la distribution verticale dans les océans et sur les continents (en collaboration avec la Société Géologique de France). Lyon I, les 16 et 17 mai.



POLITIQUE AGRICOLE COMMUNE, RÉGIONS DÉFAVORISÉES ET PROTECTION DE L'ENVIRONNEMENT

Les Actes du Colloque européen de Toulouse, organisé du 16 au 18 octobre 1986 par la FFSPN (Fédération Française des Sociétés de Protection de la Nature) sont parus.

Au long de 650 pages, ils retracent la large confrontation des partenaires les plus divers, Européens officiels et administratifs, praticiens de terrain, qui se sont retrouvés à l'occasion de ce Colloque pour échanger leurs opinions et leurs expériences sur un sujet d'actualité brûlante.

L'avenir des agriculteurs des régions difficiles à mettre en valeur, l'avenir de la nature qu'ils entretiennent, l'influence de la politique de ses mesures d'application sur le patrimoine naturel, les propositions de lutte contre l'abandon rural, autant de sujets qui se trouvent largement développés dans cet ouvrage.

Germaine RICOU

Commande à effectuer, accompagnée du règlement par chèque à l'ordre de RITAE (200 F + 25 F frais d'envoi) à :

RITAE
INRA/ESR
BP 27
31326 CASTANET TOLOSAN CEDEX/FRANCE

ANNONCES DE COLLOQUES

1 — 1st LATIN AMERICAN CONGRESS OF ECOLOGY

Montevideo, Uruguay, 10-17 Décembre 1989

Information :

E. GUDYNAS, Coordinator, 1st CLAE, Grupo Ambiente y Desarrollo, CIPFE, Casilla de Correo 13125, Montevideo, Uruguay.

*
* *

2 — 4th INTERNATIONAL CONGRESS OF SYSTEMATICS AND EVOLUTIONARY BIOLOGY

Maryland, USA, 1-7 juillet 1990

Information :

J. CORLISS, Department of Zoology, University of Maryland, College Park, MD 20742, USA.

*
* *

3 — TROISIÈME CONFÉRENCE INTERNATIONALE DES ENTOMOLOGISTES D'EXPRESSION FRANÇAISE

Gembloux, France, 9-14 juillet 1990

Cette conférence — ouverte à tous les entomologistes, arachnologues, acarologues, professionnels ou amateurs de tous disciplines fondamentales ou appliquées — se tiendra à Gembloux (Belgique) à la Faculté des Sciences agronomiques de l'État. Elle donnera lieu à des conférences plénières, communications, tableaux de démonstrations (« posters »), ateliers. Elle comprendra aussi des sessions spéciales dans d'autres villes de Belgique et sera suivie d'excursions.

Les conférences, les différentes communications et ateliers devront s'inspirer du thème général de la conférence

Méthodes et responsabilités des entomologistes d'aujourd'hui

Les communications s'inscriront dans le cadre de sections qui ont été définies par le Comité organisateur. Elles ne sont pas encore définitives. En voici la liste provisoire :

1. Entomologie culturelle
2. Entomologie médicale, vétérinaire et médico-légale
3. Insectes, amateurs et grand public
4. Entomologie agricole
5. Entomologie agricole dans les pays en voie de développement
6. Rôle des Arthropodes dans la qualité et la fertilité des sols.
7. Insectes sociaux
8. Médiateurs chimiques
9. Entomologie des milieux forestiers
10. Tendances actuelles de la systématique.
11. Zoogéographie
12. Systèmes tégumentaires (cuticule, mue et métamorphoses, ...).

La langue officielle de la conférence (exposés thématiques, communications et tableaux de démonstrations) sera le français. Cependant les participants auront l'entière liberté de s'exprimer dans la langue de leur choix au cours des discussions qui suivront les exposés ex-cathedra et lors des présentations et discussions des affiches.

Si vous souhaitez participer ou assister aux travaux de l'une ou l'autre des sessions de cette conférence, veuillez rapidement prendre contact avec le Secrétaire général :

Monsieur Charles VERSTRAETEN
Zoologie générale et appliquée
Faculté des Sciences agronomiques de l'État
B — 5800 GEMBOUX (Belgique)

*
* *

4 — 19th WORLD CONGRESS OF IUFRO

Montréal, Canada, 5-19 août 1990

Information :

ICSU Secrétariat, 51 Bd de Montmorency, 75016 PARIS, France.

*
* *

5 — SYMPOSIUM OF THE WORKING GROUP ON GRANIVOROUS BIRDS

Yokohama, Japan, 23-30 août 1990

Information :

Dr. J. PINOWSKI, Department of Vertebrate Ecology, Inst. of Ecology, Polish Academy of Sciences, Dackanow Lesney (Near Wasaw), 05-092 LOMIANKI, Poland.

*
* *

6 — PLANT-ANIMAL INTERACTIONS IN THE MARINE BENTHOS

18-21 September 1990

University of Liverpool, England

The aim of the meeting is to provide a forum for marine scientists to review the present state of our knowledge on plant-animal interactions through a programme of invited and contributed papers. Contributed papers on work previously unpublished will be welcomed. There will be a poster session and also an evening workshop.

Invited papers will be published in the Systematics Association's Special Volume series (Oxford University Press) and it is probable that most contributed papers will appear in the Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom after peer review.

Please contact JOHN and PRICE if you wish to receive further information

D M. JOHN and J H. PRICE
Department of Botany
British Museum (Natural History)
Cromwell Road
London SW7 5BD
UK

COMMUNIQUÉ

Laboratoire des Artigues

Le laboratoire des Artigues a pour vocation d'accueillir des enseignants et des chercheurs désirant entreprendre ou poursuivre des travaux dans les divers domaines ou une activité de terrain s'avère indispensable (écologie, botanique, hydrobiologie, entomologie, géologie...)

La station est située dans les Pyrénées Centrales à 7 kms de Bagnères de Luchon et à 1000 m d'altitude sur l'ancienne route de l'Hospice de France, en surplomb de la Vallée de la Pique ; elle se trouve donc voisine de l'arboretum de Jouéou.

Le climat général est assez froid et l'ensoleillement faible par suite de l'encaissement de la Vallée. La station est normalement accessible de mai à octobre, les conditions climatiques rendent l'accès et le séjour difficiles en hiver.

Le bâtiment se compose de 3 chambres, un coin cuisine, une salle d'eau (douche chaude). Il est équipé d'un chauffage central. Une grande salle agrémentée d'une cheminée constitue une salle de réunion très agréable.

Au sous-sol deux pièces équipées de paillasses peuvent faire office de laboratoires.

La capacité d'accueil est de l'ordre de 10 à 15 personnes avec possibilité de camper à proximité immédiate pendant la période estivale.

Ce site peut aussi accueillir de petits colloques ou séminaires, des stages d'étudiants ou être le cadre idéal pour le chercheur désireux de s'isoler quelque temps pour une réflexion ou la rédaction d'un travail.

Il est ouvert aussi bien à des membres de l'U.P.S. qu'à des personnes d'autres établissements.

Pour tous renseignements complémentaires s'adresser à :

Henri GAGNIANT
Bâtiment IV R 3 — Porte 309
118, route de Narbonne
31062 — Toulouse-Cedex
Tél 61 (55 76.46)



Directeur de la Publication : P. BLANDIN
Fabrication : COMPO-SCIENCE - 34270 Les Matelles
Commission Paritaire 50062

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1er janvier 1989)

Le **Bulletin d'Écologie** publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée, émanant des membres de la Société d'Écologie. Les articles des collègues étrangers peuvent être rédigés en anglais, allemand, italien ou espagnol.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages du **Bulletin**, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 1 à 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes), sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;

— Le résumé en français et le «summary» en anglais, d'une vingtaine de lignes dactylographiées chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;

- La traduction en anglais du titre, ainsi que sa traduction en français si l'article est écrit dans une autre langue ;
- Les mots-clés en français et les «key-words» en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;

— Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et de ceux des auteurs, soulignés de deux traits.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format du **Bulletin**, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles.

Les **dessins originaux** seront fournis (et non les photocopies). Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968. — Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987. — *The niche in competition and evolution*. Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, J. & NATAF, L., 1982. — Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. In : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D., (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987. — *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes I : 320 p.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

C/O Secrétariat Faune-Flore
57, rue Cuvier
75231 PARIS CEDEX
Tél. 336.54.22

C.C.P. 30 279 62 LA SOURCE

TARIF D'ABONNEMENT POUR LE TOME 20-1989

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	Total
FRANCE ET C.E.E.	80 F	260 F	340 F
AUTRES PAYS	80 F	330 F	410 F
Étudiants et Stagiaires étrangers en France	40 F	130 F	170 F
COLLECTIVITÉS :	H.T.	T.V.A. 2,1 %	T.T.C.
FRANCE	480,77 F	10,10 F	490,87 F
Agence et Libraires (remise 10 %)	432,69 F	9,09 F	441,78 F
ÉTRANGER	500,00 F	10,50 F	510,50 F
Agences et Libraires (remise 10 %)	450,00 F	9,45 F	459,45 F

IMPORTANT : Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE**.

15 NOV. 1989